

SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

# ACTA ZOOLOGICA FENNICA

112

**Paul Krüger:** Über die Einwirkung der Temperatur auf das  
Brutgeschäft und das Eierlegen des Rebhuhnes  
(*Perdix perdix* L.)

SOCIETAS  
PRO  
FAUNA ET FLORA FENNICA

HELSINKI—HELSINGFORS  
1965

1—45 vide Acta Zoologica Fennica 45—50.

46—59 vide Acta Zoologica Fennica 60—93.

60. Alex. Luther: Untersuchungen an rhabdocoelen Turbellarien. IX. Zur Kenntnis einiger Typhloplaniden. X. Über *Astrotorhynchus bifidus* (M. Int). 42 S. (1950).
61. T. H. Järvi: Die Kleinmaränenbestände in ihren Beziehungen zu der Umwelt (*Coregonus albula* L.). 116 S. (1950).
62. Pontus Palmgren: Die Spinnenfauna Finnlands und ostfennoskandians. III. Xysticidae und Philodromidae. 43 S. (1950).
63. Sven Nordberg: Researches on the bird fauna of the marine zone in the Åland Archipelago. 62 pp. (1950).
64. Floriano Papi: Über einige Typhloplaninen (*Turbellaria neorhabdocoela*). 20 S. (1951).
65. Einari Merikallio: On the numbers of land-birds in Finland. 16 pp. (1951).
66. K. O. Donner: The visual acuity of some Passerine birds. 40 pp. (1951).
67. Lars von Haartman: Der Trauerfliegenschnäpper. II. Populationsprobleme. 60 S. (1951).
68. Eric Fabricius: Zur Ethologie junger Anatiden. 178 S. (1951).
69. Tor G. Karling: Studien über Kalyptorhynchien (*Turbellaria*). IV. Einige Eukalyptorhynchia. 49 S. (1952).
70. L. Benick †: Pilzkäfer und Käferpilze. Ökologische und statistische Untersuchungen. 250 S. (1952).
71. Bo-Jungar Wikgren: Osmotic regulation in some aquatic animals with special reference to the influence of temperature. 102 pp. (1953).
72. Wolfram Noodt: Entomostracen aus dem Litoral und dem Küstengrundwasser des Finnischen Meerbusens. 12 S. (1953).
73. Sebastian A. Gerlach: Die Nematodenfauna der Uferzonen und des Küstengrundwassers am Finnischen Meerbusen. 32 S. (1953).
74. T. H. Järvi: Über den Maränenbestand im Pyhäjärvi (SW-Finnland). Zweiter Beitrag: Die Jahre 1940—1945. 47 S. (1953).
75. T. H. Järvi: Über die Coregonen s.str. im Päijänne und in einigen anderen Gewässern Mittelfinnlands. 33 S. (1953).
76. Björn Kurten: On the variation and population dynamics of fossil and recent mammal populations. 122 pp. (1953).
77. Göran Bergman: Verhalten und Biologie der Raubseeschwalbe (*Hydroprogne tschegrava*). 50 S. (1953).
78. Floriano Papi: Beiträge zur Kenntnis der Macrostromiden (*Turbellarien*). 32 S. (1953).
79. Walter Hackman: The spiders of Newfoundland. 99 pp. (1954).
80. Karl Schmölzer: Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Armadillidium* Latr. 1804 (*Isopoda terrestria*). 63 S. (1954).
81. Peter Ax: Die Turbellarienfauna des Küstengrundwassers am Finnischen Meerbusen. 54 S. (1954).
82. Harry Krogerus: Investigations on the Lepidoptera of Newfoundland. I. Macrolepidoptera. 80 pp. (1954).
83. Lars von Haartman: Der Trauerfliegenschnäpper. III. Die Nahrungsbiologie. 96 s. (1954).
84. Henrik Wallgren: Energy metabolism of two species of the genus *Emberiza* as correlated with distribution and migration. 110 pp. (1954).
85. Björn Kurtén: Observations on allometry in mammalian dentitions; its interpretation and evolutionary significance. 13 pp. (1954).

ACTA ZOOLOGICA FENNICA 112  
EDIDIT  
SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

ÜBER DIE EINWIRKUNG DER TEMPERATUR  
AUF DAS BRUTGESCHÄFT UND DAS  
EIERLEGEN DES REBHUHNES  
(PERDIX PERDIX L.)

VON  
PAUL KRÜGER

ZOOLOGISCHES INSTITUT DER UNIVERSITÄT, HELSINGFORS

SOCIETAS  
PRO  
FAUNA ET FLORA FENNICA

HELSINKI—HELSINGFORS  
1965

*Acta zool. fenn.* 112. 64 pp. Mai 1965



HELSINKI—HELSINGFORS  
GEDRUCKT BEI TILGMANN  
1965



## Inhalt

Einleitung .....	3
Material und Arbeitsmethodik .....	4
Lufttemperatur bei Beginn des Legens .....	7
Gelegegrösse und Legeintensität in Beziehung zu verschiedenen warmen Fortpflanzungszeiten .....	14
Tiefe der Nestmulde und Zudecken der Gelege .....	20
Einwirkung der Temperatur auf das Ei vor der Bebrütung .....	23
Wahl des Nestplatzes .....	25
Bedeutung der Bodenvegetation .....	25
Einwirkung des Lichtes .....	27
Bedeutung der Temperatur am Nestplatz .....	29
Temperatur der Nesterde .....	31
Beziehung zwischen hoher Nesterdetemperatur und ausbleibender Bebrütung, trotz vorhandener Brutlust .....	36
Lokalisierungsversuche der Thermorezeptoren .....	40
Besprechung der Versuchsergebnisse .....	46
Zusammenfassung .....	59
Summary .....	60
Literatur .....	62

## Einleitung

Die von mir seit dem Jahre 1930 gemachten Beobachtungen beim Schneehuhn in Süd-Finnland haben die Veranlassung zu dieser Arbeit gegeben. Bei dieser Art wurden schlechte Schlüpfergebnisse bei warmen Witterungsverhältnissen beobachtet. Das Gleiche konnte ich 1956—1961 auch in meinen Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Saatgänse in Gefangenschaft bestätigen. Die Vögel wählten vor Morgensonne geschützte Nestplätze. Dagegen standen die Nester an der Mittagssonne vollausgesetzten Stellen. Es ist klar, dass an warmen sonnigen Tagen die Temperatur, sogar in mit trockenem Gras zugedeckten Nestern, hoch ansteigen konnte. Da bei der Saatgans die Bebrütung unmittelbar nach der letzten Eiablage beginnt, kann das jüngste Ei im Gegensatz zu den übrigen nicht mehr von der Lufttemperatur und der Wärmeeinstrahlung betroffen werden. Demnach ist die Aussicht auf ungestörte Entwicklung des Blastoderms im jüngsten Ei am grössten. Versuche in

besonders warmen Frühjahren zeigten gelungenes Schlüpfen nur beim jüngsten Ei, wogegen die übrigen Eier ausschliesslich abgestorbene Blastoderme enthielten. Wurden in gleichzeitigen Versuchen frischgelegte Eier in eine Temperatur von 10° C verlegt und erst als Vollgelege dem brütenden Vogel untergeschoben, blieb die grosse Blastodermsterblichkeit aus.

Diese Beobachtungen deuten darauf hin, dass die Temperatur der Gelege vor der Bebrütung von grosser Bedeutung für das Schlüpfergebnis sein kann, indem hohe Temperaturen schädlich einwirken. Demnach wäre im Freien eine Wahl des Nestplatzes zu erwarten. Es ist anzunehmen, dass Plätze mit für die Eier schädlichen hohen Temperaturen, wie z.B. direkt den Sonnenstrahlen ausgesetzte oder auch sonst stark erwärmte Nistplätze, vermieden werden. Diese Wahl kann bloss unter der Voraussetzung geschehen, dass der Vogel einen gut entwickelten Temperatursinn besitzt.

Die Versuchen hatten den Zweck, die Rolle der Temperatur im Brutgeschäft des südfinnischen Rebhuhnes klarzulegen. Die Ergebnisse werden besonders im Hinblick auf die adaptiven Reaktionen der Henne bei verschiedener Temperatur behandelt. Die Lokalisierungsversuche der Thermorezeptoren werden aber in dieser Arbeit nur oberflächlich berührt, um später separat behandelt zu werden.

Der Temperatursinn der Vögel ist nur kurz untersucht worden, vor allem bezüglich des Sitzes der Rezeptoren. Doch deutet vieles darauf hin, dass solche in erster Linie in der Gegend des Gesichts, Schnabels und Rachens zu finden wären (PESTELLINI 1941, KITCHELL, STRÖM & ZOTTERMAN 1959). Eine ungewöhnliche Temperaturempfindlichkeit bei der Brutpflege zeigen manche Arten der Familie Megapodiidae (ASHBY 1929, MAYR 1930, FLEAY 1937, FRITH 1956 & 1957).

## Material und Arbeitsmethodik

Die grundlegenden Versuche wurden in den extrem warmen Frühlingen 1959—1961 unternommen. Die Kontrollversuche wurden in dem normalen Frühling 1962 und teilweise auch 1963 ausgeführt. Jegliche fortlaufende Untersuchung im Feld erwies sich als undurchführbar. Schon die Gegenwart des Menschen wirkt so störend, dass der Vogel das Nest unbedeckt verlassen konnte, wodurch das offen liegende Gelege sowohl der umgebenden Temperatur wie auch den Schadetieren ausgesetzt war.

Volierversuche mit Wildfängen waren wegen der Scheue der Vögel unzuverlässig. So waren bei diesen die Reaktionen oft irreführend oder blieben ganz aus. Aus diesem Grund entschloss ich mich, ausschliesslich in grossen Volieren aufgezogene Rebhühner zu gebrauchen. Die dazu benötigten Bruteier stammten aus ausgemähten Gelegen der Umgebung. Diese Vögel stellten das wahre Versuchsmaterial dar, wogegen die sporadischen Feldbeobachtungen nur vergleichender Natur sind. Die kurze Lebensdauer des Rebhuhns,

TABELLE 1. *Alter der Paarhühner (in Jahren angegeben) 1959—1961.*

Käfig Nr.	1959		1960		1961	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂
1	1	2	1	1	4	3
2	1	1	1	1	2	1
3	2	1	1	1	1	2
4	1	1	2	2	1	3
5	2	1	3	2	2	4
6	1	1	1	3	2	3
7	1	1	1	2	2	2
8	1	2	2	2	3	1
9	2	1	3	1	3	3
10	1	2	2	2	2	3
11	1	1	3	2	1	3
12	1	1	2	2	2	2
13	2	1	2	1	1	1
14	1	2	3	1	4	1
15	2	1	2	2	2	2
16	1	1	1	1	1	2
17	1	1	1	1	1	2
18	1	2	2	1	3	2
19	1	1	1	1	3	2
20	1	1	1	2	2	1
21	1	2	2	1	1	3
22	1	1	1	1	3	2
23	2	2	1	2	1	2
24	1	1	1	2	1	1
25			1	2	2	1
26			1	1	1	2
27			1	1	2	3
28			1	1	3	3
29			2	1	1	3
30			1	1	3	2

auch in der Gefangenschaft, zwang mich, mit einem aus verschiedenen Altersklassen zusammengestellten Material zu arbeiten (Tab. 1).

Das in der Nähe von Helsinki gelegene Versuchsfeld bestand aus einem Acker mit alter Wiesenvegetation. Da ich unweit davon wohnte, konnte ich leicht jederzeit Beobachtungen machen. Um jegliche Störungen durch streunende Raubtiere u. dgl. zu verhindern, wurde das ganze Versuchsfeld mit 1,6 m hohem Drahtgeflecht (Maschenweite 2") umzäunt (Abb 1).

Aus praktischen Gründen wurden alle Käfige in zwei parallelen Reihen zu je 15 St. mit einem 1 m breiten Zwischengang zusammengebaut. Jeder Käfig war 4 × 8 m gross und 1,2 m hoch. Gegenseitige Störungen durch Revierkampf wurden durch 0,6 m hohe Bauplatten an allen Wänden verhindert. Der obere Teil der Wände, wie auch das Dach, waren mit

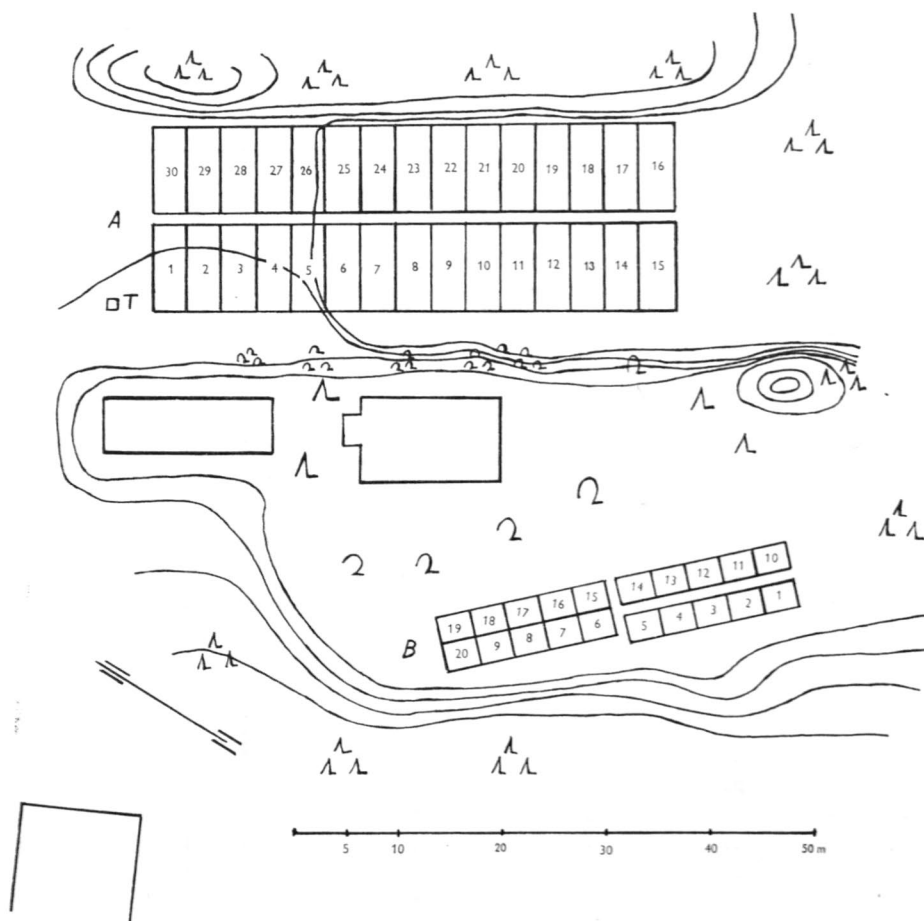


ABB. 1. Lage der Käfige im Versuchsfeld. A = Lage in den Jahren 1959—1961, B = im Kontrolljahr 1962. Messungen des Lokalklimas sind bei T ausgeführt.

Drahtgeflecht (Maschenweite 1") überzogen. Die Käfige waren durch deutlich sichtbare, doppelseitige Nummerschilder gekennzeichnet.

Sowohl die Lage der Käfige wie auch ihre Nummerfolge wurden in der Versuchszeit 1959—1961 unverändert beibehalten. Dagegen wurden die Käfige im Kontrolljahre 1962 auf einen offenen, der Sonne ausgesetzten Südhang verlegt (Abb 1). Gleichzeitig wurden auch die Käfige auf bloss  $3 \times 3 \times 1,2$  m verkleinert.

Die Elternvögel trugen nummerierte Ringe. Die Jungvögel wurden erst im Spätherbst beringt, wonach alle Hühner in eine grosse Schar vereinigt wurden. Dadurch wurde die spätere Paarbildung den Vögeln selbst überlassen. Bei der Verteilung der Paarhühner im Frühling geraten die Individuen bloss selten in den selben Käfig wie im vorigen Jahr. Stammbuch wurde über alle Vögel geführt. Jeder Käfig hatte eine eigene Karte, in welche mit der Fortpflanzung zusammenhängende Beobachtungen eingetragen wurden. Messungen von Licht, Temperatur u.s.w. wurden getrennt notiert. Die Lufttemperatur sowie die

relative Feuchtigkeit des ganzen Versuchsfeldes wurden jede Stunde auf einer Höhe von 0,4 m registriert. Dieses Verfahren wurde 1961 u. 1962 durch einen auf dem gleichen Platz aufgestellten Thermo-Hygrograph ersetzt (Abb. 1 T). Zur Messung der Temperatur in den Käfigen verwandte ich in den Jahren 1959—1960 sowohl Quecksilber- wie auch Alkoholthermometer. Diese sehr mühsame Methode wurde 1961 durch Fernmessung, die auf dem Prinzip von Wheatstone-Brücke und Philips NTC-Thermistore fusste, ersetzt. Da sowohl das Messinstrument wie auch die Umschaltetafel drinnen im Wohnhaus aufgestellt waren, konnten jederzeit Ablesungen, gemacht werden, ohne die Vögel zu stören. Das schnelle Ablesen von 177 verschiedenen Messpunkten war dabei von grösster Bedeutung. In einzelnen besonderen Fällen konnten auch Fernthermographie gebraucht werden. Die relative Feuchtigkeit in den Nestern wurde nur dann gemessen, wenn die relative Feuchtigkeit des Lokalklimas unter 50 % und die Lufttemperatur gleichzeitig über 16° C lag. Der bei diesen Messungen gebrauchte Haarhygrometer wurde unter die obersten Eier geschoben, wonach das ganze Nest mit Plastfolie überdeckt wurde.

### Lufttemperatur bei Beginn des Legens

Vergleichende Beobachtungen an den in Gefangenschaft gehaltenen und an den in der Umgebung freilebenden Rebhühnern deuteten auf ein ziemlich gleichzeitiges Fortpflanzungsgeschäft hin. Die Revierkämpfe der Hähne fielen zusammen, weshalb die freien Hähne die gekäfigten angriffen. Da die Vögel in dieser Zeit paarweise auftraten, schien die Eiablage noch nicht angefangen zu haben. Mit Beginn der Eiablage in den Käfigen zeigten sich die freien Rebhühner nicht mehr. Auch die Revierrufe wurden nunmehr nur noch abends vernommen. Die später im Freien beobachteten Ketten waren etwa gleichweit entwickelt wie die in Gefangenschaft aufgezogenen.

Zwischen der Wärmeverteilung im Frühling und dem Beginn der Eiablage war ein Zusammenhang zu erkennen. So war April 1959 wärmer als normal, und auch die drei ersten Wochen im Mai waren ungewöhnlich warm (Abb. 2 u. 3). Nachdem die Temperatur am 20.V schnell auf einen Mittelwert von 7,2° C gesunken war, begann die Eiablage in drei Käfigen. Nach einer weiteren Temperaturabnahme am 21.V und 22.V begann die Eiablage in einem Käfig, beziehungsweise in zwei Käfigen. Dieser langsame Anfang hängt wahrscheinlich mit der niedrigen Lufttemperatur zusammen, am 22.V bloss 5,1° C. Als das Temperaturmittel am 23.V wieder auf 6,8° C stieg, setzte die Eiablage in acht Käfigen gleichzeitig ein. In den übrigen sieben Käfigen begann die Eiablage in fünf Fällen bei ähnlicher Temperatur wie am 23.V, in zwei Käfigen waren die Vögel dagegen verspätet, sie legten die ersten Eier erst am 6.VI bei einer mittleren Temperatur von 16,7° C. In diesem Frühling war also der Beginn der Eiablage insofern charakteristisch, als er in die kurze kühlere Zeit zusammengedrängt wurde und explosionsartig am 23.V anfang.

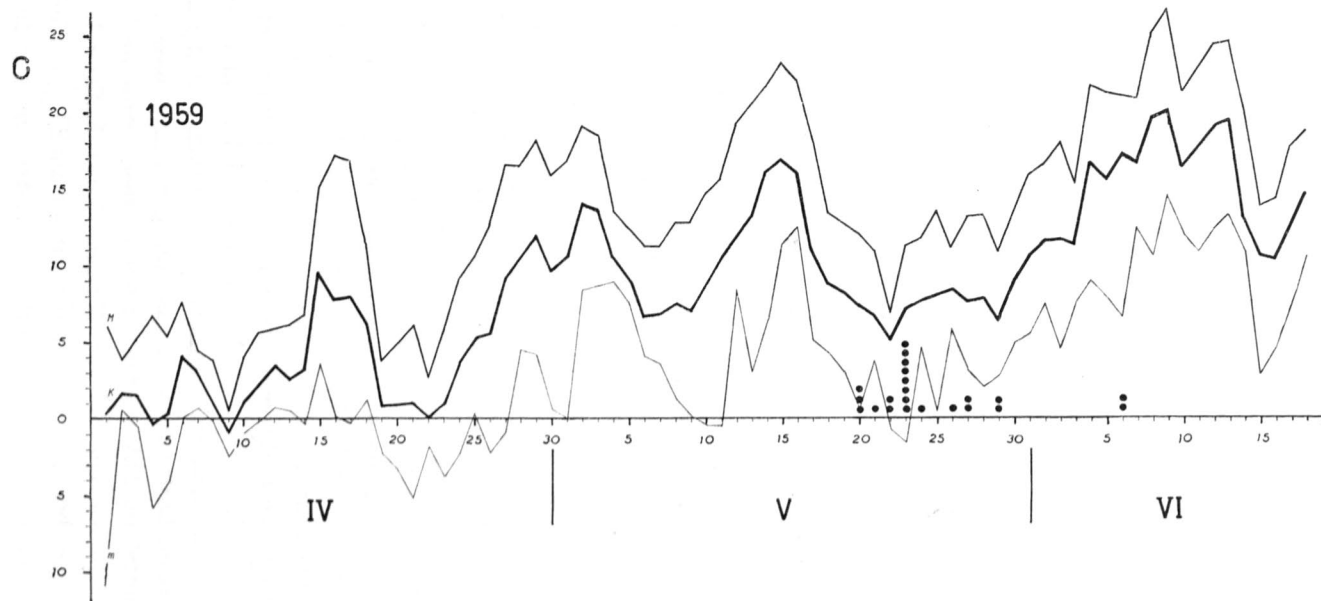


ABB. 2a. Lufttemperatur im Versuchsfeld (Lokaltemperatur) 1. IV — 18. VI und Beginn der Eiablage im Jahre 1959.

M Maximaltemperatur  
m Minimal

K Temperaturmittel (Mess. jede Stunde)  
● Beginn der Eiablage

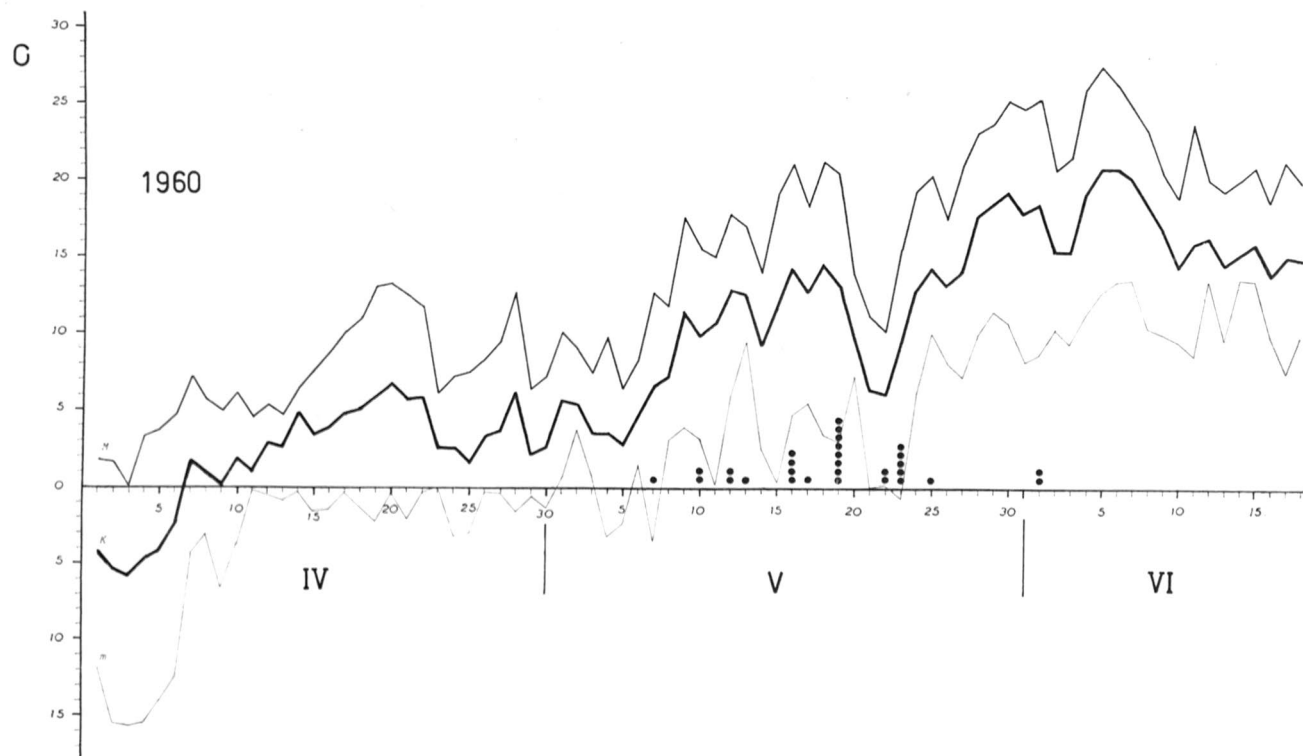


ABB. 2b. Lufttemperatur im Versuchsfeld (Lokaltemperatur) 1. IV — 18. VI und Beginn der Eiablage im Jahre 1960.

M Maximaltemperatur

K Temperaturmittel (Mess. jede Stunde)

m Minimal »

● Beginn der Eiablage

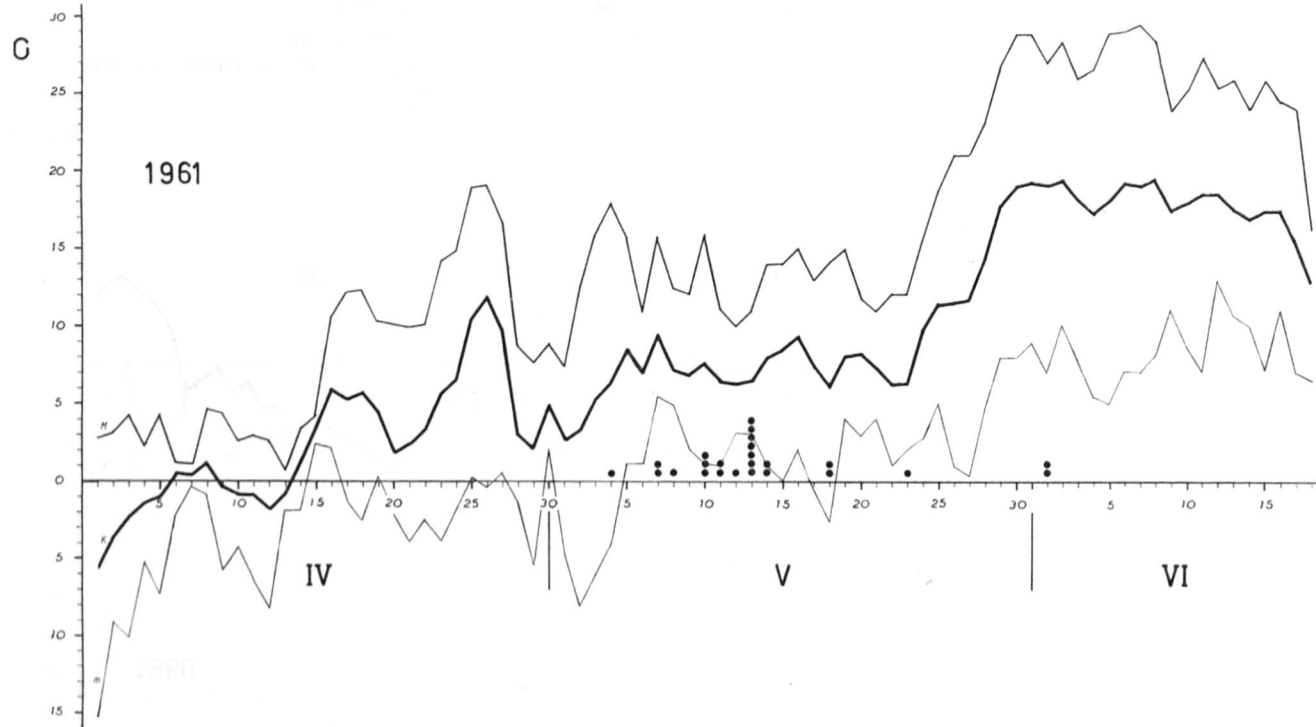


ABB. 2c. Lufttemperatur im Versuchsfeld (Lokaltemperatur) 1. IV — 18. VI und Beginn der Eiablage im Jahre 1961.

M Maximaltemperatur

m Minimal »

K Temperaturmittel (Mess. jede Stunde)

● Beginn der Eiablage



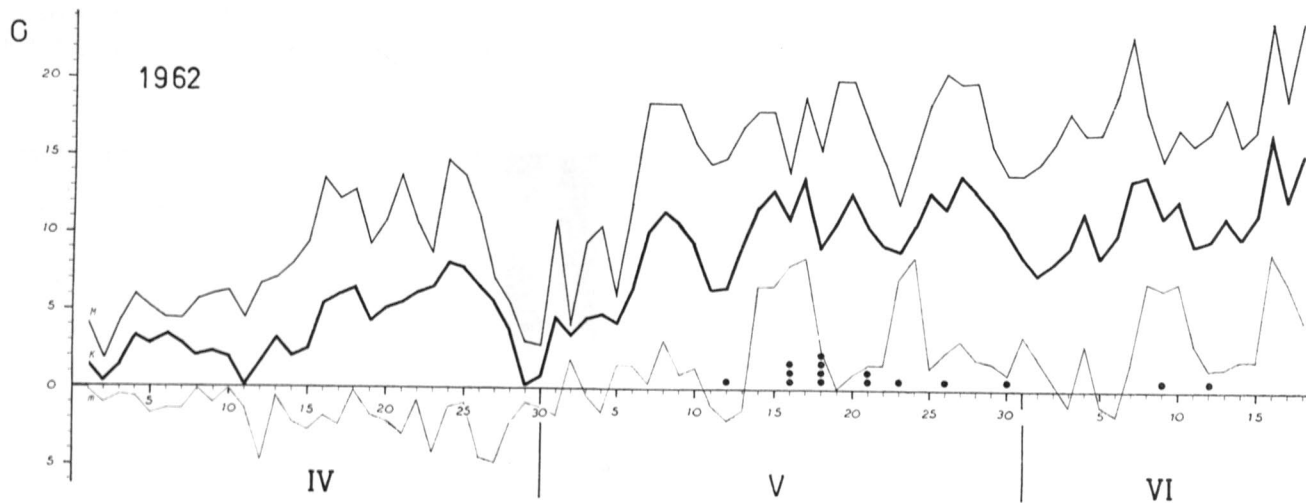


ABB. 2d. Lufttemperatur im Versuchsfeld (Lokaltemperatur) 1.IV—18. VI und Beginn der Eiablage im Jahre 1962.

M Maximaltemperatur  
m Minimal »

K Temperaturmittel (Mess. jede Stunde).  
● Beginn der Eiablage

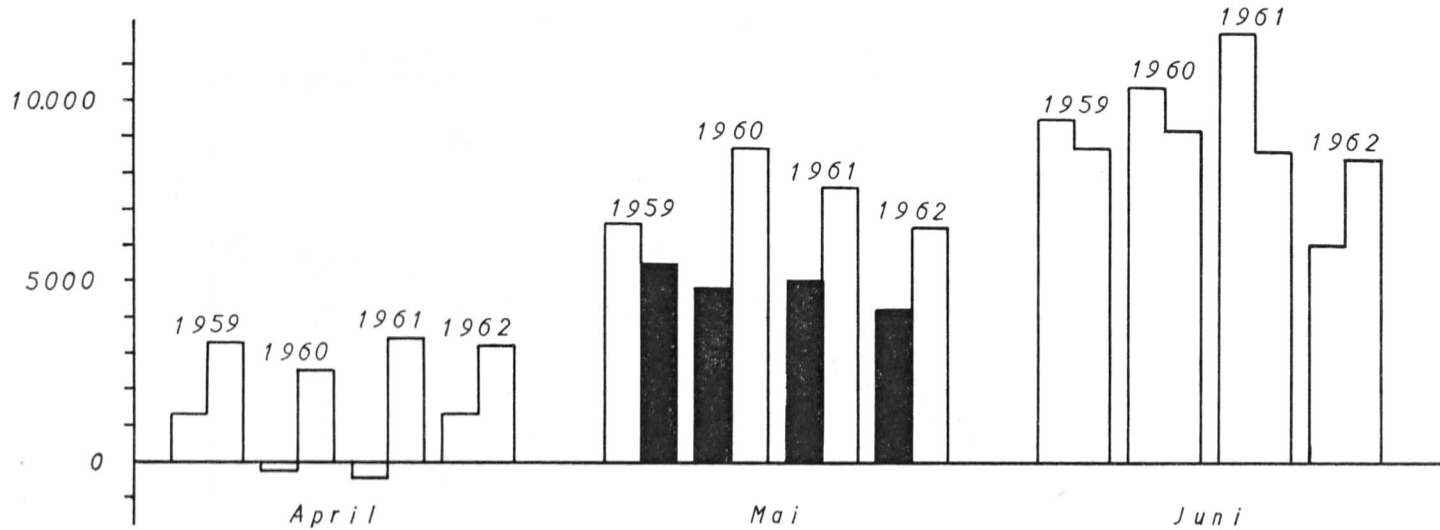


ABB. 3. Für jeden halben Monat April, Mai und Juni 1959—1962 berechnete Wärmesumme der Lufttemperatur im Versuchsfeld (gemessen um 02, 08, 14 und 20 Uhr.) Die halben Monate, in welchen die ersten Eiablagen des Jahres eintrafen, sind schwarz gefärbt.

Anders war der Frühling 1960. Die erste Hälfte April war sehr kalt und auch die zweite war kälter als in den anderen Versuchsjahren (Abb. 2 u. 3). Die erste Maiwoche war kühl, und die Eiablage begann schon am 7.V in einem Käfig bei einer mittleren Temperatur von  $6,4^{\circ}\text{C}$ . Danach wurde es wärmer, und die Eiablage begann in zwei Käfigen am 10.V, in zwei weiteren am 12.V und in noch einem am 13.V. Anscheinend verhielten sich die Vögel bei der Temperaturerhöhung abwartend, da die ersten Eier erst nach einer grösseren Abkühlung am 14.V gleichzeitig in vier Käfigen am 16.V gelegt wurden. Die grosse Mehrzahl der Vögel fing mit dem Eierlegen während des tiefen Kältefalls am 18.V — 25.V an. Demnach setzte das Legen in sieben Käfigen am 19.V, in zwei Käfigen am 22.V, in fünf Käfigen am 23.V und in einem Käfig am 25.V ein. Auch in diesem Frühling waren zwei Vögel verspätet, sie legten die ersten Eier am 1.VI bei einer mittleren Temperatur von  $18,5^{\circ}\text{C}$ .

Auch 1961 war Anfang April kalt. Die zweite Hälfte des Monats glich der entsprechenden Zeit 1959 (Abb. 2 u. 3). Die ersten zwei Tage im Mai waren kalt, wonach die Temperatur schnell anstieg. Schon am 4.V begann in einem Käfig die Eiablage bei einer mittleren Temperatur von  $6,6^{\circ}\text{C}$ . Danach war die Temperatur auf dem Versuchsfeld bis zu dem 24.V normal (Norm. 1921—1950). Auch in diesem Jahre begannen weitaus die meisten Vögel mit der Eiablage in der kühlen Periode 7.V—16.V, mit dem Schwerpunkt in der kältesten Zeit 11.V—13.V. Die Temperaturerhöhung am 14.V—16.V war zwar nicht besonders hoch, doch scheint sie genügend gewesen zu sein, um hemmend zu wirken, denn erst nach einigen kühleren Tagen begann die Eiablage in zwei Käfigen am 18.V. Auch in einem anderen Käfig wurden am 23.V erst nach einer mehrtägigen Abkühlung die ersten Eier gelegt. In allen diesen Fällen lag die Temperatur zwischen  $6,4^{\circ}\text{C}$  und  $6,7^{\circ}\text{C}$ . Auch in diesem Jahre waren zwei Nachzügler dabei, die erst am 1.VI bei einer mittleren Temperatur von  $19,4^{\circ}\text{C}$  mit dem Legen angingen.

Um einen deutlicheren Zusammenhang zwischen der Lufttemperatur und der Fortpflanzungszeit des Rebhuhns nachweisen zu können, wurden die Käfige im Kontrolljahre 1962 auf einen offenen und warmen Südhang verlegt. Gleichzeitig wurden die Käfige auf ein Drittel verkleinert. Die Messungen des Lokalklimas wurden an der gleichen Stelle wie vorher registriert (Abb.1).

April 1962 war fast ebenso warm wie 1959 (Abb 2 u. 3), weshalb die Erde schnell aufgewärmt wurde. Noch grösser war die Erwärmung der Erde in den verkleinerten Käfigen. Da auch der Mai sonnig und warm war, wurde diese umso intensiver. Die Eiablage begann in einem Käfig am 12.V, nachdem die Temperatur auf einen Mittelwert von  $6,5^{\circ}\text{C}$  gesunken war. In den übrigen Käfigen setzte das Legen zwar ebenfalls bei sinkender Lufttemperatur ein, doch war die mittlere Temperatur stets höher als in dem ersten Fall.

Im Gegensatz zu den übrigen Jahren entwickelte sich die Temperatur am Boden in gleichem Masse wie die 5 cm tief in der Erde gemessene. Obgleich die am Boden gemessene Temperatur eine grössere Amplitude aufwies, blieben die Mittelwerte der beiden Messungen im selben Käfig im grossen ganzen einander gleich. Unter den Käfigen jedoch wechselte die mittlere Temperatur zwischen  $7,5^{\circ}\text{C}$ — $11,0^{\circ}\text{C}$ .

#### Zusammenfassung:

1. Ein Zusammenhang zwischen der Lufttemperatur im April und dem Beginn der Fortpflanzungszeit konnte nicht konstatiert werden.
2. In den aussergewöhnlich warmen Versuchsjahren fiel die Fortpflanzungszeit mit den kühleren Monatshälften zusammen, die auch eine annähernd gleiche Wärmesumme aufwiesen.
3. Der Beginn der Eiablage traf immer bei einer beinahe konstanten mittleren Tagestemperatur ein (etwa  $6,5^{\circ}\text{C}$ ).
4. Obgleich bei späterem Beginn der Eiablage diese mittlere Temperatur nicht mehr gehalten wurde, konnte bei Temperaturerhöhung ein deutlicher Drang zu kühleren Verhältnissen beobachtet werden.

In solchen Fällen begann die Eiablage erst nach einer mehrtägigen Temperatursenkung oder auch in der Gegend einer kühleren Zeit.

5. Einige Vögel, die alljährlich verspätet bei aussergewöhnlich hoher mittlerer Temperatur mit dem Legen anfangen, scheinen Ausnahmen zu sein.

### Gelegegrösse und Legeintensität in Beziehung zu verschiedenen warmen Fortpflanzungszeiten

Im Verbreitungsgebiet der Nominatrasse *Perdix p. perdix* L. nimmt die Grösse der Gelege nach den südlichen und wärmeren Gegenden hin ab (NIETHAMMER 1942). Das gleiche hat MERIKALLIO (1931) in Mittel- und Süd-Finnland beobachtet. Da meine Versuche auch in extrem warmen Frühjahren ausgeführt worden sind, war eine Variation in der Grösse der Gelege zu erwarten. Die Zusammensetzung der Versuchsvögel aus verschiedenen Altersklassen machte eine getrennte Berechnung für einjährige und ältere Hühner erforderlich (Tab. 2). Wie aus der Tabelle hervorgeht, unterscheiden sich die beiden Gruppen in dieser Hinsicht nicht, weshalb das Versuchsmaterial als einheitlich betrachtet werden kann. Die Grösse der Gelege wechselte in den verschiedenen Jahren so, dass sie in der wärmsten Fortpflanzungszeit 1960 (Abb. 3) am kleinsten gewesen ist. Auch zeigt ein Vergleich der Eierzahl zwischen den Jahren 1959 und 1960 eine hohe Signifikanz ( $t = 3$  oder noch grösser).

Die grosse Eierzahl im Jahre 1959 konnte nicht durch das aussergewöhnlich zahlreiche Wechseln der Nester verursacht sein, worauf später eingegangen wird. Beim Wechseln des Nestplatzes wird ja immer das frühere Nest vom Vogel endgültig aufgegeben. Obwohl die Eiablage ohne erkennbare Pause ähnlich wie beim Nachlegen weitergeht, muss es doch hier als ein Zweitgelege aufgefasst werden. Von der Voraussetzung ausgehend, dass das Zweitgelege stets kleiner ist als das erste (ROMANOFF & ROMANOFF 1949), war bei den nestplatzwechselnden Fällen eine reduzierte Eierzahl zu erwarten.

1959	N	O.R.	M	S.D.
Nestwechsler .....	12	6—29	$17.4 \pm 2.1$	7.2
Stationäre .....	9	9—30	$21.1 \pm 2.7$	8.0
N = Zahl der Nester		O.R. = Gemessene Schwankungsbreite		
M = Mittelwert + Mittelfehler		S.D. = Standardabweichung		

Die Eierzahl war bei den Nestwechslern etwas kleiner als bei den stationären Vögeln, obwohl der Unterschied nicht signifikativ ist.

Die Variation der Gelegegrösse in verschiedenen warmen Jahren kann mit dem Erfordernis einer mässigen Temperatur in der Umgebung des Vogels zu tun haben. Hierfür spricht auch der Umstand, dass für die Produktion von maximal grossen Eiern eine gemässigte Temperatur der Umgebung erforderlich ist (KENDEIGH 1941), sowie auch, dass durch hohe Temperatur grosse metabolische Störungen verursacht werden (BALDWIN & KENDEIGH 1932). Man darf annehmen, dass neben der Lufttemperatur auch die Wärmeeinstrahlung eine bedeutende Rolle für den Metabolismus spielen kann. Anscheinend kann die Wärmeeinstrahlung auch bei sonst gemässiger Lufttemperatur sogar zu Hitzschlag führen. Die drei Hitzschlagfälle in den Versuchen trafen sämtliche im Frühling 1960 ein (Käfige Nr. 14, 16 u. 22). Die betroffenen Vögel waren ausschliesslich Hennen während der Legezeit, also Weibchen mit gesteigertem Stoffwechsel. Während in den Käfigen 16 u. 22 die Todesursache erst durch die Obduktion festgestellt wurde, konnte der Verlauf des Hitzschlages im Käfig 14 verfolgt werden. Zur Zeit des Hitzschlages wurde auf dem Versuchsfeld eine Maximaltemperatur von  $20,3^{\circ}\text{C}$  registriert. Gleichzeitig war die Temperatur 40 cm oberhalb von dem toten Vogel  $29,2^{\circ}\text{C}$  aber 1 cm über der Körperfläche  $38,6^{\circ}\text{C}$ .

Es versteht sich, dass bei einem so bodentreuen Vogel wie das Rebhuhn die Wirkung der Wärmeeinstrahlung vor der Entwicklung der Bodenvegetation am grössten sein muss. Je mehr die Bodenvegetation heranwächst, umso mehr verhindert sie nicht allein die Wärmeeinstrahlung, sondern kühlt und gleicht auch die den Vogel umgebende Lufttemperatur aus. Messungen 1 cm über dem Boden zeigten, wie mit herannahendem Beginn der Eiablage die anfänglich hohe Lufttemperatur mit zunehmender Höhe der Bodenvegetation mässiger

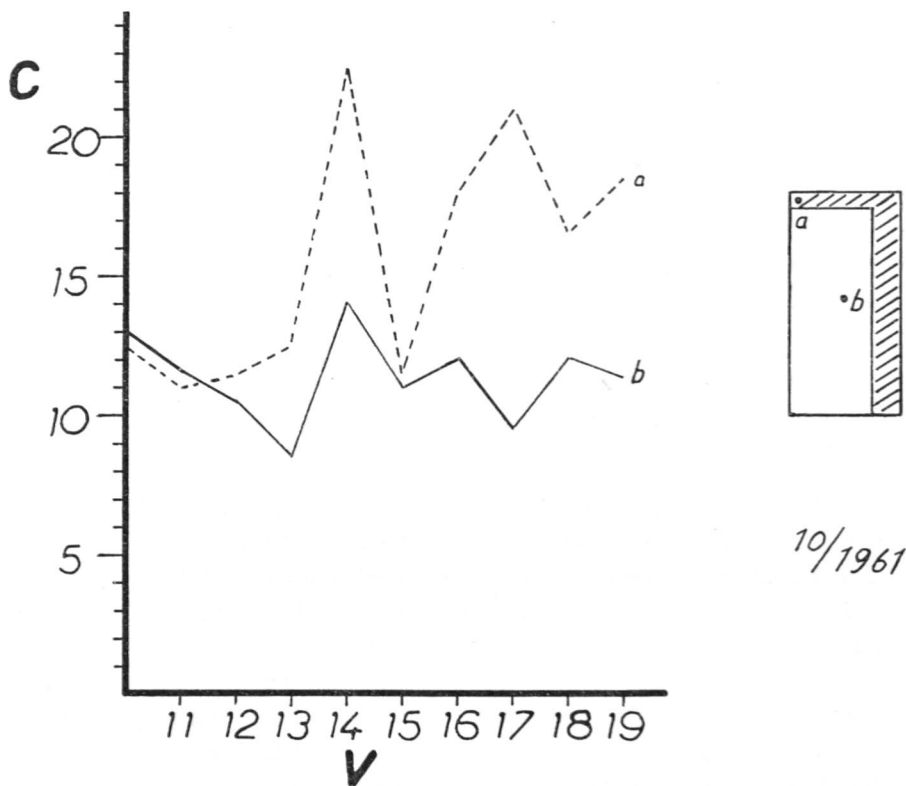


ABB. 4. Temperatenausgleichende Wirkung der zunehmenden Bodenvegetation, gemessen 1 cm über dem Boden um 9 Uhr (Käfig Nr. 10 1961). Daneben sind der kahle Messort a wie auch der bewachsene b und die ungefähre Schattenbildung angegeben.

und ausgeglichener wird (Abb. 4). Es versteht sich, dass dabei das Mikroklima immer mehr und mehr vom Makroklima abweicht. Demnach kann ein Vergleich verschieden warmer Fortpflanzungszeiten und der dabei verschieden grossen Gelege irreführend werden. So z.B. war Mai 1959 besonders warm (Abb. 2,3 u. 5), doch war auch April aussergewöhnlich warm, was wiederum zur Folge hatte, dass die Bodenvegetation (alte Wiesenflora) schon Ende April recht wohl entwickelt war. So wurde mit der Bestellung der Felder im Frühjahr in Süd-Finnland aussergewöhnlich früh, Ende April angefangen (The Off. Stat. of Finnl. 1960). Zur Entwicklung der Bodenvegetation trug auch die Wärmewelle in der ersten Hälfte Mai bei, so dass bei Beginn der Eiablage manche Grasarten in den Käfigen schon 15—25 cm hoch waren und deshalb eine zu starke Erwärmung der Umgebung verhindern konnten. Unter solchen für den Vogel günstigen Temperaturverhältnissen wurden die Gelege sehr gross (Tab. 2).

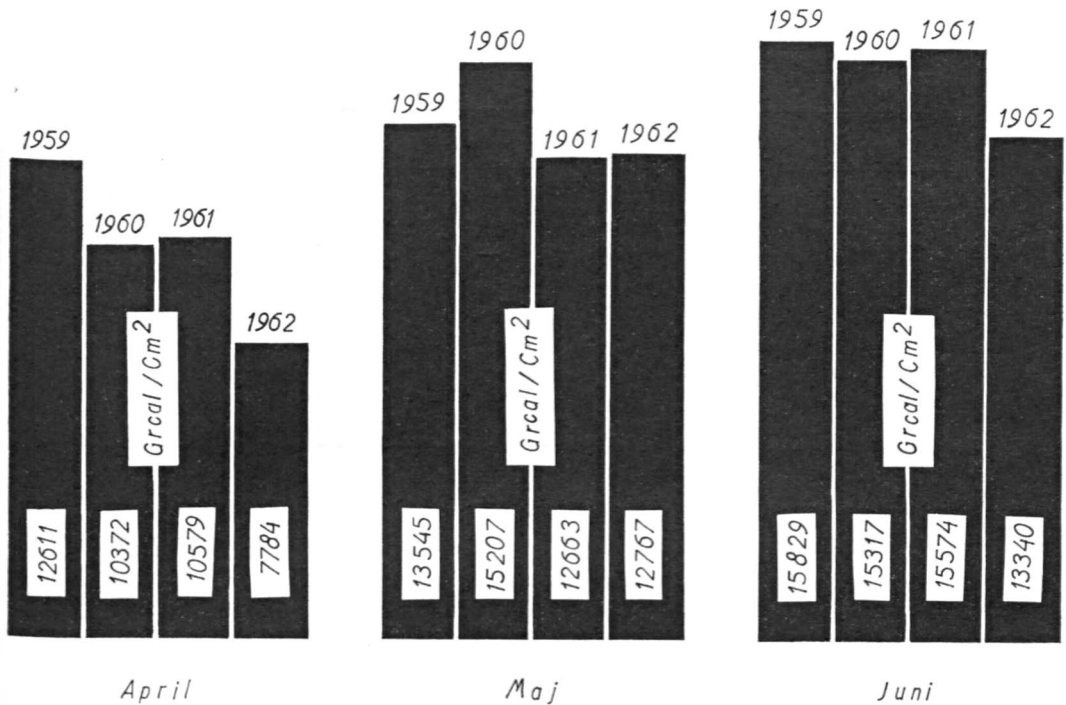


ABB. 5. Totale Einstrahlung (auf eine horizontale Ebene, in grcal/cm<sup>2</sup>) in den Monaten April, Mai und Juni 1959—1962 (Helsinki).

Im Gegensatz zum Frühling 1959 war April 1960 kalt (Abb. 2 u. 3), weshalb die Bodenvegetation verspätet kam. So begann die Bodenvegetationsperiode in den Käfigen erst Mitte Mai. Die Bestellung der Felder fing in Süd-Finnland anderthalb Wochen später an als im Jahr zuvor (Off. Stat. Finnl. 1963). Von allen Versuchsjahren war Mai 1960 am wärmsten, auch die Wärmeeinstrahlung war am grössten (Abb. 3 u. 5). Sowohl die hohe Lufttemperatur wie auch die starke Wärmeeinstrahlung konnten sodann unbehindert durch die Bodenvegetation, die sich ja noch nicht entwickelt hatte, auf die Umgebung des Vogels einwirken. Infolge der ungewöhnlich starken Erwärmung der Umgebung kamen mehrere Todesfälle unter den Versuchsvögeln vor. Unter solchen für den Vogel sehr ungünstigen Verhältnissen fielen die Gelege ungewöhnlich klein aus (Tab. 2).

April 1961 war kühl, dabei war aber die Wärmeeinstrahlung etwa wie im vorigen Jahr (Abb. 2 u. 5). Die Bodenvegetationsperiode in den Käfigen begann Ende dieses Monats. Die Felderbestellung hätte in diesem Frühjahr sonst früh angefangen, wurde aber vom Regen 7.—8.V aufgehalten (Off. Stat. Finnl. 1964). Als die Eiablage in diesem Jahre begann (Abb. 2), war

TABELLE 2. *Gelegegrösse der 1-jährigen, älteren und sämtlicher Vögel, 1959—1961.*  
 N, Zahl der Gelege. O.R., gemessene Schwankungsbreite der Eierzahlen. M, Mittelzahl  
 und Mittelfehler. S.D., Standardabweichung.

	N	O.R.	M	S.D.
1959, 1-jährige Vögel	16	6—30	$18.7 \pm 2.0$	8.1
ältere »	5	14—29	$20.0 \pm 2.2$	5.0
sämtliche »	21	6—30	$19.0 \pm 1.7$	7.6
1960, 1-jährige »	14	6—22	$13.6 \pm 1.2$	4.6
ältere »	12	6—19	$13.2 \pm 1.0$	3.6
sämtliche »	26	6—22	$13.4 \pm 0.8$	4.1
1961, 1-jährige »	10	9—24	$14.7 \pm 1.4$	4.5
ältere »	14	10—26	$16.6 \pm 1.1$	4.2
sämtliche »	24	9—26	$15.8 \pm 0.9$	4.3

die Bodenvegetation noch unentwickelt, weshalb das Mikroklima im grossen ganzen dem Makroklima folgen musste. Sowohl die Lufttemperatur wie auch die Wärmeeinstrahlung im Mai waren gemässigt (Abb. 3 u. 5), weswegen extreme Verhältnisse in der Umgebung der Vögel kaum zu erwarten waren. Die im Vergleich zum vorigen Jahr zunehmende Gelegegrösse (Tab. 2) deutet ebenfalls auf für die Vögel günstige Verhältnisse hin.

Da eine extrem hohe Lufttemperatur auf den Stoffwechsel des Vogels einwirkt (BALDWIN & KENDEIGH 1932), muss sie auch die für die Herausbildung des Eies erforderliche Zeit beeinflussen. M. a. W. zwischen hoher Temperatur der Umgebung und der Legeintensität müsste ein Zusammenhang bestehen. Als Mass der Legeintensität wird die Zeit zwischen zwei nacheinander gelegten Eier, d.h. das Legeintervall in Tagen angegeben.

Auch betreffs des Legeintervalls (Tab. 3) lag kein Unterschied zwischen den einjährigen und den älteren Vögeln vor. Dagegen war der Unterschied zwischen den Versuchsjahren deutlich. Werden die Mittelwerte der Legeintervalle in verschiedenen warmen Jahren (Abb. 2) miteinander verglichen, wird das längste Intervall in der wärmsten Fortpflanzungszeit 1960 gefunden. Das nächstwarmer Jahr 1959 zeigt ein deutlich kürzeres Legeintervall. Ein anscheinend ungewöhnlich kurzes Legeintervall zeigte wiederum das kühlsste (mässig temperierte) Jahr 1961. — Ein Vergleich zwischen den Legeintervallen von 1960 u. 1961 zeigt eine hohe Signifikanz der Differenz. Aber auch der Vergleich zwischen den Legeintervallen von 1959 und 1961 zeigt einen wahrscheinlichen signifikativen Unterschied ( $t = 2.7$ ).

Ein wahrscheinlicher Zusammenhang zwischen den kleinen Gelegen, siehe S. 14, und dem langen Legeintervall im Jahre 1960 wie auch zwischen der Gelegegrösse und der dazu erforderlichen Legedauer konnte angenommen werden.



TABELLE 3. *Legeintervall (in Tagen) bei 1-jährigen, älteren und sämtlichen Vögeln, 1959—1961.* N, Zahl der Gelege. O.R., gemessene Schwankungsbreite. M, Mittelzahl und Mittelfehler. S.D., Standardabweichung.

		N	O.R.	M	S.D.
1959, 1-jährige	Vögel	16	1.13—1.84	$1.45 \pm 0.06$	0.23
	ältere »	5	1.28—1.68	$1.51 \pm 0.07$	0.15
	sämtliche »	21	1.13—1.84	$1.46 \pm 0.05$	0.21
1960, 1-jährige	»	14	1.00—2.17	$1.57 \pm 0.10$	0.36
	ältere »	12	1.18—2.00	$1.65 \pm 0.07$	0.25
	sämtliche »	26	1.00—2.17	$1.61 \pm 0.06$	0.31
1961, 1-jährige	»	10	1.06—1.70	$1.37 \pm 0.07$	0.21
	ältere »	14	1.00—1.84	$1.24 \pm 0.06$	0.21
	sämtliche »	24	1.00—1.84	$1.29 \pm 0.04$	0.22

Korrelationen:

Zwischen Gelegegrösse und Legeintervall:

	N	r	P
1959	21	—0.32	> 0.10
1960	26	—0.50	~ 0.01
1961	24	—0.36	~ 0.10

Zwischen Gelegegrösse und Legedauer:

	N	r	P
1959	21	0.939	< 0.001
1960	26	0.777	< 0.001
1961	24	0.817	< 0.001

N = Zahl der Gelege, r = Korrelationskoeffizient, P = Probabilität.

Zwischen der Gelegegrösse und dem Legeintervall bestand eine negative Korrelation, die eine hohe Signifikanz für 1960 und eine wahrscheinliche solche für die übrigen Jahre aufwies. Die Korrelation zwischen Gelegegrösse und Legedauer ist hoch. Besonders hoch war sie 1959. Wahrscheinlich auf Grund der grossen Variationen der beiden Varianten wurde die Punktschar im Korrelationsdiagramm ausgezogen (Abb. 6).

Zusammenfassung:

1. Weder in Beziehung auf Gelegegrösse, Legeintervall noch Legedauer konnte ein Unterschied zwischen einjährigen und älteren Vögeln konstatiert werden.

2. Die Nestwechsler hatten durchschnittlich eine kleinere Eierzahl als die Stationären. Doch ist der Unterschied nicht signifikativ. Die pausenlose Eiablage des Nestwechslers muss als Zweitgelege angesehen werden.

3. Bei extrem hoher Temperatur in der Umgebung nimmt die Legeintensität ab, d.h. das Legeintervall zwischen den Eiern verlängert sich. Eine negative Korrelation zwischen dem Legeintervall und der Gelegegrösse wurde

Zahl der Eier

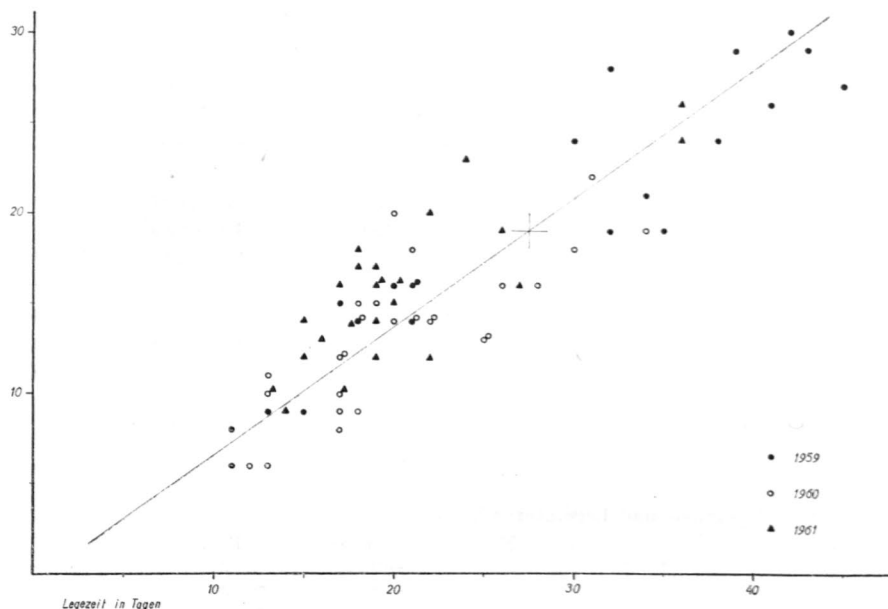


ABB. 6. Korrelationsdiagramm über Gelegegrösse und Legedauer.

nachgewiesen. Mit der Verlängerung des Legeintervalls geht eine Abnahme der Gelegegrösse einher.

4. Um ein maximal grosses Gelege in kürzest möglicher Zeit (kurzes Legeintervall) hervorbringen zu können, verlangt das Rebhuhn eine gemässigte Temperatur in der Umgebung. Solche günstige Temperaturverhältnisse sind nicht bloss in kühlen Frühlungen gegeben, sondern auch bei hoher Lufttemperatur kann eine gut entwickelte Bodenvegetation günstige Verhältnisse schaffen.

### Tiefe der Nestmulde und Zudecken der Gelege.]

Die Nestmulde wird ausschliesslich von der Henne mehr oder weniger tief im Boden ausgegraben. Diese Arbeit wird gewöhnlich unmittelbar vor der Eiablage ausgeführt. Durch schnelles Hacken mit dem Schnabel lockert der Vogel die Erde in einem Kreis um sich auf. Danach wird die gelöste Erde mit den Füßen ausgeschleudert. Ist die Grube etwa 3—4 cm tief, legt sich der Vogel auf die Seite, wonach Schnabel und Füße gleichzeitig an der Arbeit teilnehmen. Von den arbeitenden Füßen wird der Vogel in eine langsame Drehung versetzt, wodurch eine kreisrunde Nestmulde entsteht. Die bei der



ABB. 7. Von der Seite geöffnete Nester drei verschiedener Typen:

- a) Die Eier liegen in mehreren Schichten in der Erde eingebettet. Das tiefe Nest wurde öfters zugescharrt. Nesttypus im Jahre 1959.
- b) Kleine, mit trockenem Stroh überdeckte Gelege. Nesttypus in den Jahren 1960 und 1961.
- c) Bedeckung der Eier bloss angedeutet. Nest kaum gegraben. Nesttypus im Jahre 1962.

TABELLE 4. *Ungefähre Tiefe des endgültigen Nestes in den Jahren 1959—1961.*

Käfig Nr.	1959	1960	1961
1	11 cm.	5 cm.	6 cm.
2	12	8	10
3	13	8	9
4	12	7	8
5	9	9	8
6	10	9	9
7	11	7	
8	12	8	9
9	13	8	10
10	12	9	10
11	12	9	9
12	13	9	10
13	12	8	11
14	10	9	
15	11	9	7
16			8
17	10	8	8
18	11	7	8
19	10	9	
20	10	7	10
21	10	10	
22		9	9
23	10	8	9
24	11	7	10
25		8	
26		5	8
27		6	8
28		9	
29		6	10
30		7	7
Mitteltiefe:	11.14 cm.	7.86 cm.	8.19 cm.

Aushöhlung losgerissene Erde bildet einen Wall um das Nest herum. Die Stärke des Walles ist also abhängig von der Tiefe der Grube. Zum Zudecken des Geleges benutzt der Vogel meistens altes Stroh, seltener wird das Gelege mit der losen Erde des Walles zugescharrt.

Die Neigung, in bestimmten Jahren ähnlich tiefe Nestmulden zu graben und die Gelege in ähnlicher Weise zu bedecken, war so charakteristisch, dass für jedes Jahr ein bestimmter Nesttypus beobachtet wurde (Abb. 7 u. Tab. 4). 1959 wurden die Gelege selten mit trockenem Gras überdeckt, dafür aber umso häufiger mit Erde zugescharrt. Im Jahre 1960 dagegen deckten die Vögel ihre

Eier ausschliesslich mit alten Stroh zu. Im kühleren Mai 1961 waren die Nestmulden nicht so tief wie im warmen Mai 1959, doch wesentlich tiefer als im wärmsten Mai 1960. Auch wurden die Gelege 1961 zeitweise sehr dick zugedeckt. Eingehender werden die Nesttiefen, wie auch die verschiedenen Zudeckungsarten auf S. 57 behandelt.

## Einwirkung der Temperatur auf das Ei vor der Bebrütung

Die oft sehr grossen Gelege des Rebhuhns werden erst als Vollgelege bebrütet. Die »Wartezeit« der Eier (die Legedauer) wird also von der Gelegegrösse und der Länge des Legaintervalls bedingt. Eine Legedauer von 30 Tagen ist dabei nichts Ungewöhnliches. Es versteht sich, dass bei derartig langen Wartezeiten die Gelege in einem Bodennest grossen Temperaturschwankungen ausgesetzt sein können. Damit keine Schäden unter den Blastodermen entstehen, dürfen die Schwankungen nicht zu gross sein.

Gegen diesen Hintergrund werden die verschiedenen Nesttiefen sowie auch das Zudecken der Gelege verständlich. So z.B. wäre bei warmem Wetter die Gefahr des Austrocknens und der Überhitzung der Eier in einem flachen, unbedeckten Nest gross. Die Messungen der relativen Feuchtigkeit zeigten, dass diese zwischen 85 %—95 % lag. Demnach lag keine Austrocknungsgefahr vor. Dagegen war eine Überhitzung der Gelege in vielen Fällen anzunehmen.

Untersuchungen beim Haushuhn zeigten schon bei 25° C Teilung der Blastodermzellen (HARRISON & KLEIN 1954), die aber im Primitivfurchestadium aufhört. Bei einer Temperatur von 27° C kann sogar ein unvollständiges Blutgefässsystem entwickelt werden, doch hört auch dann die Zellteilung auf, und das Blastoderm stirbt ab (FUNK & BRIELLIER 1944). Höhere Temperaturen, wie z.B. 38, 5° C, hatten auch bei kurzer Dauer stark erhöhte Mortalität unter den Blastodermen im Gefolge (DEUCHAR 1952). Indessen zeigen die Erfahrungen aus der Geflügelzucht, dass auch niedrigere Temperaturen, bei welchen keine Zellteilung vorkommen dürfte, die Entwicklung der Blastoderme hemmen können (PFENNINGSTORFF 1925).

Um die Widerstandsfähigkeit des Rebhuhneies gegen verschiedene Temperaturen orientierend zu klären, wurden folgende Versuche ausgeführt. Vier Gruppen frischgelegte Rebhuhneier zu je zehn Stück wurden in einem Thermostat in verschiedenen Temperaturen gehalten:

Gruppe A	wurde	5	Tage	in	1° C—	4° C	gehalten
» B	»	10	»	»	10° C—	12° C	»
» C	»	5	»	»	18° C—	20° C	»
» D	»	1	»	»		30° C	»

Während der Versuche wurden die Eier einmal täglich gewendet. In den Gruppen A und B wurde die relative Feuchtigkeit bei 65 %—75 % gehalten. In den Gruppen C und D sank die relative Feuchtigkeit auf 60 %—65 %. Nach diesen Versuchen wurden die Eier Glucken untergelegt (Bantamrasse.) Nach einer 7-tägigen Bebrütung wurden die Eier zum erstenmal durchleuchtet. Dabei wurde folgendes festgestellt:

Gruppe A	enthielt	9 lebende Embryonen	und	1 unbefruchtetes Ei.
» B	»	7	»	» 3 » Eier.
» C	»	4	»	» 6 abgestorbene Embryonen.
» D	»	—	»	» 10 » »

Die zweite Durchleuchtung nach 14-tägiger Bebrütung ergab:

Gruppe A	enthielt	ausschliesslich	abgestorbene Embryonen	9 Stück.
» B	»	»	lebende	7 »
» C	»	»	abgestorbene	4 »

Die guten Schlüpfresultate in Gruppe B müssen jedenfalls teilweise der in der Wartezeit herrschenden Temperatur zugeschrieben werden. Um weiteren Aufschluss über die Bedeutung der Temperatur in der Wartezeit zu erhalten, wurden 20 St. frischgelegte Rebhuhneier 30 Tage lang in einer Temperatur von 10° C—12° C aufbewahrt. Die rel. Feuchtigkeit wurde bei 75 % gehalten und die Eier zweimal täglich gewendet. Nach einer 7-tägigen Bebrütung ergab die Durchleuchtung:

3 St.	anscheinend unbefruchtete Eier
1 »	abgestorbenes Embryo
16 »	lebende Embryonen

Nach 14-tägiger Bebrütung ergab die Durchleuchtung ausschliesslich lebende Embryonen. Das Schlüpfen ging normal, und alle 16 Küken sahen lebenskräftig aus.

In Anbetracht der Blastodermmortalität in denjenigen Eiern, die vor der Bebrütung in anderen Temperaturverhältnissen als 10° C—12° C gehalten worden waren, bin ich geneigt, der Temperatur in der Wartezeit eine ausschlaggebende Bedeutung für das Schlüpfresultat zuzuschreiben.

Die ungewöhnlich grossen Gelege des Rebhuhns erfordern eine dermassen lange Legedauer, dass die Art aus diesem Grund zu unseren Spätbrütern gerechnet werden muss. Dadurch kann die Legezeit teilweise mit warmen Witterungsverhältnissen zusammenfallen. Unter diesen Umständen wird die offene und gleichmässige Nistumgebung leicht eine starke Erwärmung der Gelege zulassen müssen, weshalb mit Schädigung der Eier durch zu hohe Temperatur zu rechnen ist. — In der Tat sind Gelege mit erheblichen Wärmeschäden keine Seltenheit. Solche Gelege werden gelegentlich sogar etwa eine Woche länger als normalerweise ohne Schlüpfresultat bebrütet. — Trotz

des spärlichen Vorkommens von Rebhühnern und schon beendigter Feldbestellung im Frühling konnten insgesamt 11 St. derartige Gelege angetroffen werden. (Malmi Agraarikylä 1961 Mäntsälä, Kassila 1960, Mäntsälä, Lindnäs 1960 u. 1961, Flugfeld von Pori 1962, Helsinki, Puotinkylä 1960, Sibbo, Mosabacka 1957, 1959 u. 1962, Sibbo, Myras 1959 u. 1962).

Sämtliche Nester lagen entweder am Grabenrand oder an einem Ackerweg, also Plätze mit alter Bodenvegetation. In der Zeit, wo die Bodenvegetation noch nicht entwickelt war, waren diese Nester den Sonnenstrahlen stark ausgesetzt. Inwiefern diese Nester verlassen, aber später wieder angenommen worden waren, liess sich nicht mehr entscheiden.

#### Zusammenfassung:

1. Schon eine Temperatur von 18° C—20° C schadet anscheinend dem Rebhuhn. Solche Temperaturen herrschen vermutlich unter gewissen Umständen in den Nestern der Feldbrüter.

2. Auch die lange Legedauer kann zu Wärmeschäden führen. Hohe Temperatur von kurzer Dauer kann ebenso schädlich sein wie eine länger einwirkende, weniger hohe Temperatur.

## Wahl des Nestplatzes

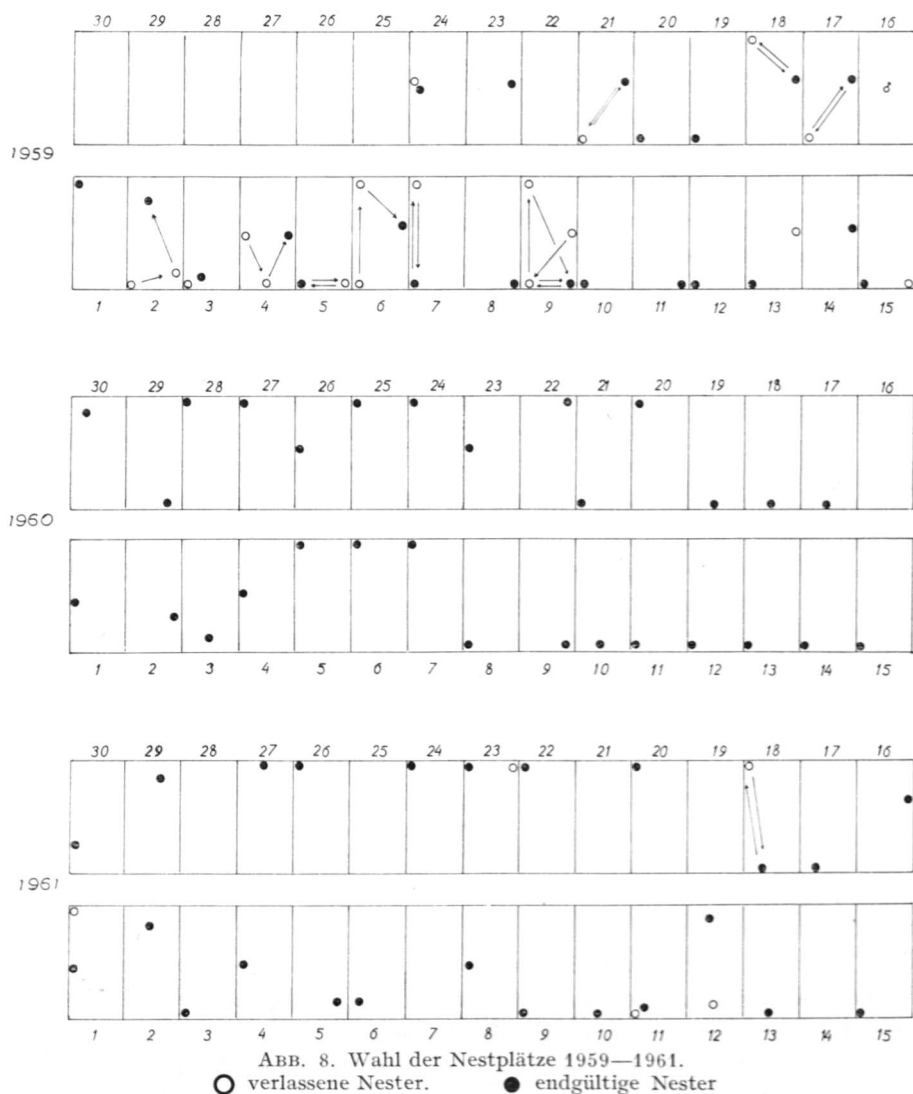
### Bedeutung der Bodenvegetation

Der Boden in den 4 × 8 m grossen Käfigen war mit alter Wiesenvegetation bewachsen. Bei der Errichtung der Käfige wurden die Wände etwa 5 cm in den Boden versenkt, wobei 20 cm breite kahle Streifen an den Wänden entstanden. Diese kahlen Gebiete blieben unbewachsen und machten etwa 14 % von der ganzen Käfigbodenfläche aus.

Bei der Wahl des ersten Nestplatzes wurden die kahlen Gebiete vorgezogen (Abb. 8). Bei späterem Nestwechsel konnten auch bewachsene Gebiete angenommen werden, doch lag auch dann die Mehrzahl der Nester auf dem unbewachsenen Boden.

1959	lagen	18	Nester	von	insgesamt	22	St.	auf	kahlen	Plätzen	=	81.8	%
1960	„	27	„	„	„	29	„	„	„	„	=	93.1	%
1961	„	17	„	„	„	24	„	„	„	„	=	70.8	%

Die Wahl des Nestplatzes in den kahlen Gebieten (durchschn. 82 %) lässt sich nicht mit der Kürze des Grases erklären. Auch in den verspäteten Fällen, wo das Gras schon hoch war, wurden die Nester auf dem kahlen Boden, an den Käfigwänden gegraben (Käfig Nr. 10 und 20 1959, 3 1960, 8 und 10 1961).



Versuche, den Vögeln schattige Nestplätze durch Einpflanzen von Büschen zu geben, blieben erfolglos. So wurden 1960 ältere Korbweidegestrüppe in den Käfigen Nr. 1 und 2 und beliebige 0,5 m<sup>2</sup> Sträucher in den übrigen Käfigen eingepflanzt. Die Nester wurden nur dann in der Nähe der Sträucher gegraben, wenn diese auf alten Nestplätzen eingepflanzt waren. Aber auch in diesen Fällen wurde das Kahlgebiet bevorzugt, doch niemals die unbewachsenen Stellen zwischen dem Gebüsch und der Käfigwand. Bedarf einer bestimmten Bodenvegetation konnte nicht beobachtet werden. Anscheinend wurden allzu schattige und auch zu sonnige Plätze gemieden.



### Einwirkung des Lichtes

Die Wahl des Nestplatzes geschieht wahrscheinlich unmittelbar bevor das Nest gegraben wird. Mit Hilfe von Schnabel und Füßen wird die Nestmulde innerhalb einer halben Stunde gegraben, wonach unmittelbar die Eiablage folgt. In den Versuchen legten die Hühner entweder vor 7 Uhr oder auch am Nachmittag. Dabei erwiesen sich die Morgenleger als die Mehrzahl:

- 1959 Morgenleger 16 St.  
Nachmittagleger 4 St. (Käfige Nr. 10, 11, 19 und 20)
- 1960 Morgenleger 24 St.  
Nachmittagleger 5 St. (Käfige Nr. 3, 8, 21, 23 und 26)
- 1961 Morgenleger 19 St.  
Nachmittagleger 4 St. (Käfige Nr. 1, 5, 8 und 15)

Bei den Morgenlegern muss eine Wahl des Nestplatzes in den frühesten Morgenstunden angenommen werden, also zu der Tageszeit, wo das ganze Versuchsfeld im Schatten des umgebenden Waldes lag, und die Lichtverhältnisse in den verschiedenen Käfigteilen ziemlich gleich waren.

Die Scheue der Vögel verhinderte die Messungen der Lichtstärke zur Zeit des Nestgrabens. Nur in zwei Fällen mit besonders zahmen Hennen (Käfige Nr. 8 und 18 1961) konnten die Lichtmessungen beim Beginn des Grabens ausgeführt werden. Bei den Lichtmessungen wurde der empfindliche Lunasix-Apparat gebraucht, dabei wurde der Lichtmesser am Nestrande mit dem Opalglas nach oben gehalten. Traf ein Nestwechsel ein, wurde zuerst der verlassene Nestplatz (Nest I) und danach der neuangenommene (Nest II) gemessen.

Aus der Zusammenstellung (Tab. 5) geht hervor, wie die Nestplätze in verschiedenen Gebieten lagen, von tiefem Schatten bis zu hellen, doch nicht von der Sonne beleuchteten Stellen.

Was die Morgenleger anbetrifft, war dieser Umstand nichtssagend, da es zu dieser Tageszeit keine anderen Belichtungsmöglichkeiten geben konnte. Auch die Nachmittagleger zogen schattige Nestplätze vor, Messungswert 12—13. Obwohl sie im Schatten lagen, waren diese Nestplätze durch reflektiertes Licht gut beleuchtet.

In den fünf Fällen von Nestwechsel 1961 lag der neue Nestplatz entweder auf einer helleren oder jedenfalls ebenso hellen Stelle wie der verlassene (Abb. 8 und Tab. 5). Anscheinend vermeiden die Vögel sowohl die sonnigen wie auch die dunklen Nestplätze. Diese Neigung bei den Hennen kann jedoch das Verlassen des ersten Nestplatzes zugunsten eines neuen ebenso hellen nicht erklären (Käfige Nr. 1, 11 und 18).

Es muss deshalb angenommen werden, dass bei Nestwechsel wie auch wahrscheinlich bei der Wahl des Nestplatzes ausser den Lichtverhältnissen

TABELLE 5. *Messungen der Lichtverhältnisse nach der Wahl des Nestplatzes 1961<sup>1</sup> und Vergleich der Beleuchtung an dem verlassenen mit dem neuen Nestplatz. Messwerte 6—8 = tiefer Schatten, 12—13 = stark reflektiertes Licht.*

Käfig Nr.	Tag des Nestgrabens	Messwert	Tag des Nestwechsels	Messwert im Nest I	Messwert im Nest II	Tag des zweiten Nestwechsels	Messwert im Nest II	Messwert im Nest III
1	15.V	12	18.V	12	13			
2	11.V	8						
3	7.V	13						
4	10.V	11						
5	8.V	12						
6	13.V	8						
7								
8	1.VI	13						
9	18.V	13						
10	1.VI	13						
11	4.V	9	25.V	13	13			
12	13.V	9	16.V	9	12			
13	10.V	12						
14								
15	12.V	12						
16	10.V	8						
17								
18	23.V	8	1.VI	9	12	3.VI	13	13
19								
20	11.V	7						
21								
22	14.V	10						
23	13.V	8	15.V	9	12			
24	7.V	9						
25								
26	14.V	12						
27	13.V	9						
28								
29	13.V	8						
30	13.V	6						

auch noch andere Faktoren mitspielen. Dafür sprechen auch die Nestwechsel, bei denen das neue Nest bloss 10—20 cm vom vorigen gegraben wurde (Abb. 8 Käfige Nr. 3 und 24 1959, 11 1961). Diese Hennen waren Morgenleger, weshalb die Belichtungsverhältnisse zur Zeit der Eiablage in den Nestern ähnlich gewesen sein müssen.

### Bedeutung der Temperatur am Nestplatz

Messungen 1 cm über dem Boden frühmorgens ergaben in den verschiedenen Käfigteilen ziemlich gleiche Temperatur. Die Wahl des Nestplatzes kann daher kaum von der lokalen Temperatur abhängig sein. Noch deutlicher muss dieser Umstand bei solchen Hennen hervortreten, die ihre Nestplätze in der wärmsten Tageszeit gewählt hatten. Ganz besonders muss dies sich bei den Nachzüglern geltend machen, die mit der Eiablage in der wärmsten Zeit des Frühlings angefangen hatten.

Als Beispiel wird hier Käfig Nr. 8 1961 angeführt. Aus irgendwelchen Gründen war der Vogel verspätet. Zu Beginn der Eiablage war auch die Lufttemperatur stark gestiegen (Abb. 2). Das erste Ei wurde am 1.VI gegen 15 Uhr gelegt, ohne dass ein Nest gegraben worden war (Abb. 9). Der Vogel erwies sich also als Nachmittagleger. Als solcher musste er seinen Nestplatz unter aussergewöhnlich warmen Lufttemperaturverhältnissen wählen. Statt in ein Nest wurde das Ei auf einen kahlen Platz (v) im Schatten gelegt, unmittelbar an der Grenze zum beleuchteten Gebiet. Auch das zweite Ei wurde ohne Nest am 2.VI um 9 Uhr auf einen schwach beleuchteten, bewachsenen Platz (w) gelegt. Erst am 3.VI gegen 14 Uhr wurde in der Nähe des zweiten Eies ein Nest gegraben. Zur Zeit des Grabens und der Eiablage war der gut bewachsene Nestplatz von der Sonne vollbeleuchtet, weshalb die Lufttemperatur am Nestplatz sehr hoch war. Ein Vergleich der Temperatur in den verschiedenen Teilen des Käfigs ergab, dass der Vogel zwar die wärmsten Teile vermied aber auch nicht die kühleren bevorzugte. Dies war umso merkwürdiger, als in den vorherigen Jahren bei kühlerer Lufttemperatur stets die kühleren Käfigteile als Nestplatz bevorzugt worden waren (Abb. 8). Meistens wurden zur Zeit der Wahl besonnte Gebiete vermieden, es konnte aber auch keine Wahl auf Grund der am Nestplatz herrschenden Lufttemperatur nachgewiesen werden.

Messungen 5 cm tief in der Erde unmittelbar am Nest zeigten nach der dritten Eiablage eine Temperatur von  $10,5^{\circ}\text{C}$ . Angesichts der sonnigen Lage muss die Temperatur in der Nesterde als erstaunlich niedrig betrachtet werden. Ähnliche gleichzeitige Messungen in allen Käfigecken ergaben höhere Temperatur. Anscheinend wurde durch das dichte Gras am Nestplatz eine stärkere Erwärmung der Nesterde verhindert. In den Käfigecken dagegen war der Erdboden unbewachsen, weshalb er gegen die hohe Lufttemperatur nicht geschützt war. Während die Ecken a und b (Abb. 9) durch direkte Sonneneinstrahlung erwärmt wurden, geschah die Temperaturerhöhung in den schattigen Ecken c und d hauptsächlich durch Leitung der stark erwärmten, kahlen Erde ausserhalb der Käfigwand.

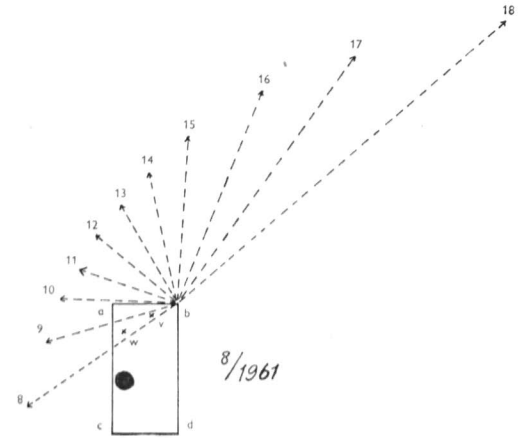
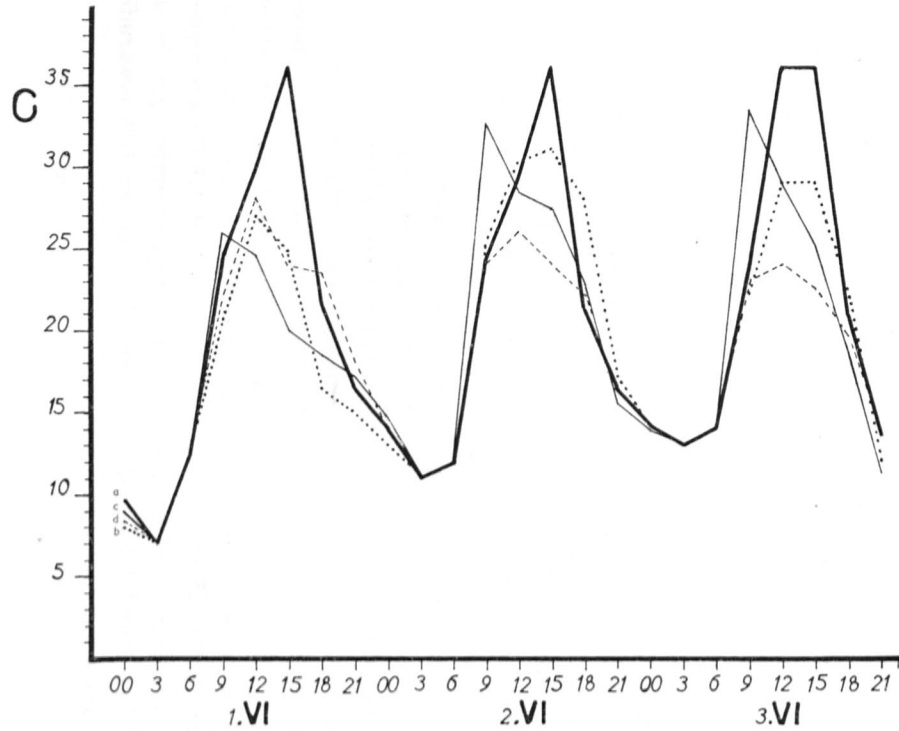


ABB. 9. Mittelwerte der Lufttemperatur 10 cm über dem Boden in den Käfigecken a, b, c, und d (gemessen um 6, 9, 12, 15, 18, 21 und 24 Uhr). Die Skizze nebenan zeigt die Richtung der Sonnenstrahlen von 8 bis 18 Uhr (Käfig Nr. 8 1961).

Die Kreuze x geben den Legeplatz für das erste (v) und das zweite Ei (w) an.

● Nestmulde.

## Temperatur der Nesterde

In den Versuchen 1959 und 1961 kamen viele Fälle vor, in denen der Nestplatz gewechselt wurde (Abb. 8). Da bei weiteren Nestplatzwechseln das verlassene Nest manchmal aufs neue angenommen wurde, habe ich die verlassenen Gelege erst nach fünf Tagen der Glucke untergelegt. Kennzeichnend für diese Eier war das mehr oder wenig schlechte Schlüpfergebnis. Dagegen war das Schlüpfergebnis in den endgültigen Nestern öfters sehr gut und jedenfalls stets besser als in den verlassenen (Tab. 6). — Unter günstigen Verhältnissen konnten sogar aussergewöhnlich lange aufbewahrte Eier unter der Glucke gute Schlüpfergebnisse liefern, s. S. 24. Aus diesem Grund waren ungünstige Verhältnisse in den verlassenen Gelegen anzunehmen. Kontrollmessungen der relativen Feuchtigkeit in den Nestern zeigten, dass Schäden durch Austrocknung der Eier (ROMANOFF 1943 nach ROMANOFF & ROMANOFF 1949) nicht zu

TABELLE 6. Schlüpfergebnisse der beim Nestwechsel verlassenen Eier (einem Haushuhn untergelegt) und der im endgültigen Nest vom Rebhuhn bebrüteten Eier.

	Käfig Nr.	Zahl der beim Nestwechsel verlassenen Eier	Zahl der Küken aus verl. Eiern, bebrütet v. Haushuhn	Zahl der Eier im endgült. Nest	Zahl der Küken im endgült. Nest Vom Rebhuhn bebrütet
1959	2	11	4	16	12
	3	8	—	14	12
	4	4	1	27	5
	5	7	3	29	21*
	6	9	3	6	3*
	7	9	5	24	16
	9	13	2	14	14
	17	7	—	16	12
	18	14	8	16	11*
	21	8	1	8	5*
	24	2	1	15	12
Insgesamt		92	28	Schlüpf. % 30.4	185 123 Schlüpf. % 66.5
1961	11	7	—	12	12
	12	4	2	16	12
	18	1	—	14	10
	23	1	1	12	11
Insgesamt		13	3	Schlüpf. % 23.1	54 45 Schlüpf. % 83.3

\* bebrütet vom Haushuhn.

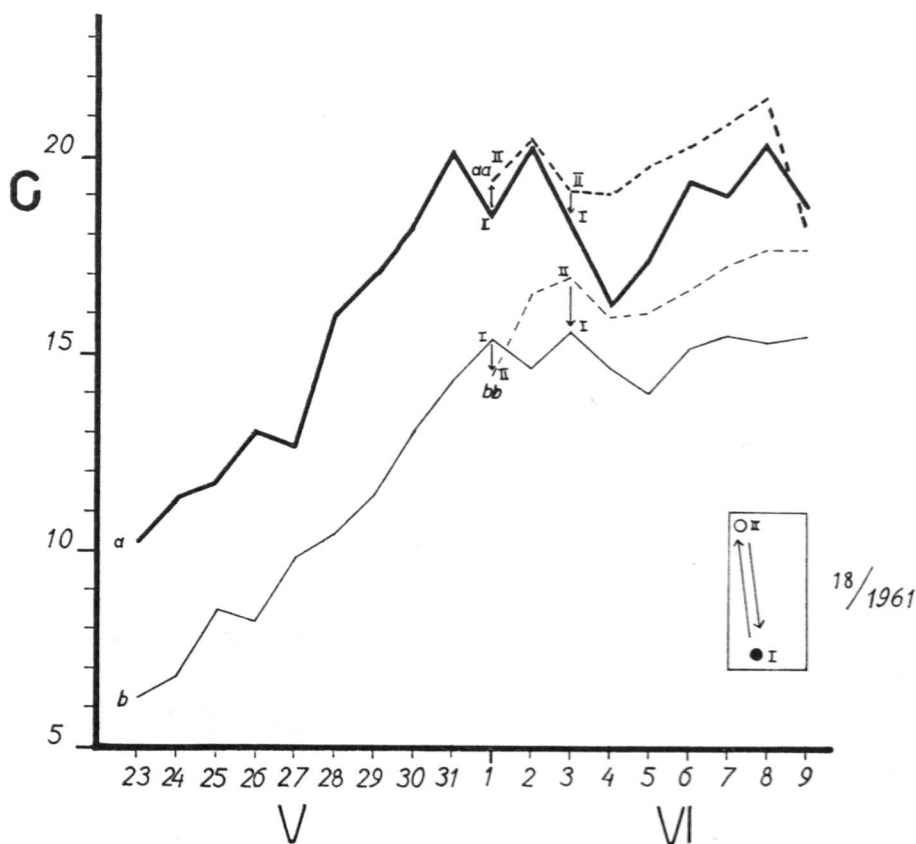


ABB. 10. Temperaturverlauf am Nestplatz und in der Nesterde beim Nestwechsel (Käfig Nr. 18 1961).

- a Lufttemperatur am Nestplatz I  
 aa „ „ „ II  
 b. Nesterdetemperatur im Nest I (5 cm tief).  
 bb „ „ „ II

befürchten waren. Schäden durch zu hohe Temperatur in der Nesterde waren dagegen in den verlassenen Gelegen zu erwarten, s. S. 24. Um zu ermitteln, inwiefern Nestwechsel mit einer für das Gelege schädlichen Temperatur zusammentraf, wurde die Nesterdetemperatur in den verlassenen und den neuangenenommenen Nestern verglichen. Bei einer solchen Untersuchung ist es jedoch erforderlich, dass die Temperatur sowohl im verlassenen wie auch in dem neuen Nest ziemlich unmittelbar nach der Handlung gemessen wird. Dies war wegen der grossen Scheue der Vögel schwierig.

In dem leicht zu beobachtenden Käfig Nr. 18 1961 wurde der Vogel am 23.V 4,40 Uhr beim Nestgraben (Abb. 8) gesehen. Nach dem ersten Ei verliess

der Vogel das Nest um 6 Uhr. Die 1 cm über dem Nestrand gemessene Temperatur nahm bis zum 27.V etwas zu, um danach schnell bis zum 31.V noch höher anzusteigen (Abb. 10). Als die Lufttemperatur am Nestplatz schon gesunken war, am 1.VI, reagierte der Vogel mit einem Nestplatzwechsel. Das neu angenommene Nest, Nest II, wurde um 5 Uhr an einer Stelle mit höherer Lufttemperatur als Nest I gegraben. Danach stieg die Lufttemperatur an beiden Nestplätzen bis zum 2.VI. Auch dieses Mal reagierte der Vogel erst, nachdem die Lufttemperatur am 3.VI gesunken war. Das Nest II wurde verlassen und das Nest I, wo auch das achte Ei 7,15 Uhr gelegt wurde, wieder angenommen.

Diese Verzögerung der Reaktion ist aber bloss scheinbar. Betrachtet man die Mitteltemperatur in der Nesterde, Nest I, war diese beim Verlassen etwa 15° C. Gleichzeitig war die entsprechende Mitteltemperatur in dem Nest II etwa 1° C niedriger. Nest II war mehr der Sonne ausgesetzt als Nest I. Als der Vogel am 3.VI legen wollte, besuchte er zuerst Nest II, wo er auch einige Minuten verweilte, nahm dann aber Nest I wieder an. Bei diesem zweiten Nestwechsel war die Mitteltemperatur der Nesterde im Nest II 16,9° C und im Nest I 15,5° C.

Welche Temperatur die Veranlassung zum Nestwechsel gab, konnte nicht ausfindig gemacht werden. Zur Zeit des ersten Nestwechsels war die Temperatur im verlassenen Nest (Nest I) etwa 4° C höher als in dem neuen (Nest II). Beim zweiten Nestwechsel war der entsprechende Unterschied bloss etwa 2° C. Ob der Vogel die Nestplätze viel früher besuchte und dabei die ersten Impulse zur Reaktion erhielt, konnte nicht entschieden werden. Der kleine Unterschied zwischen den Mitteltemperaturen in der Nesterde spricht eher für eine Reaktion auf die Extremen.

In dem vom Vogel aufs neue angenommenen Nest (Nest I) war die Temperatur jedoch so hoch, dass Wärmeschäden der Eier angenommen werden mussten, s.S. 24. Dafür spricht auch das Schlüpfergebnis 71,4 %. (10 Küken aus 14 Eiern).

Von besonderem Interesse waren die Nestwechsel, bei welchen das neue Nest in unmittelbarer Nähe des verlassenen lag. Auf so nahe aneinander gelegenen Nestplätzen muss eine recht ähnliche Lufttemperatur herrschen.

Im Käfig Nr. 11 1961 wurde das Nest am 4.V gegraben (Abb 8). Das erste Ei wurde am selben Tage gelegt. Die Temperatur in der Nesterde war bloss 4° C. Es dauerte aber bis zum 7.V, bis das zweite Ei gelegt wurde. Die Temperatur in der Nesterde war 6,2° C, und das Nest wurde vom Vogel zugescharrt. Danach trat bis zum 24.V eine Pause ein. Der Vogel öffnete das Nest, verliess es aber nach einer kurzen Weile und grub nur 20 cm davon entfernt eine neue Nestmulde. Erst nach der Eiablage in dem neuen Nest konnte die Temperatur der Nesterde gemessen werden; sie betrug 5,5° C. Im alten Nest dagegen gelang es, die Temperatur schon beim Graben zu messen; das Ergebnis war

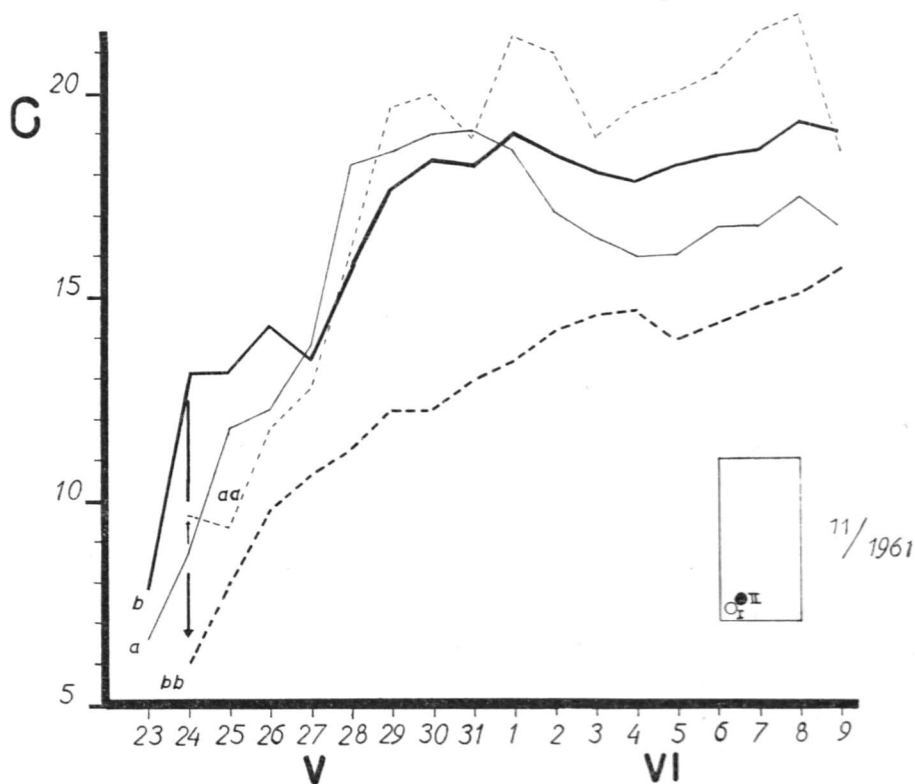


ABB. 11. Temperaturverlauf am Nestplatz und in der Nesterde bei nebeneinander liegenden Nestern (Käfig Nr. 11 1961).

a Lufttemperatur am Nestplatz I  
 aa » » » II  
 b Nesterdetemperatur im Nest I  
 bb » » » II

8,0° C. Dieser an und für sich geringe Temperaturunterschied ist wahrscheinlich dem teilweisen Öffnen des Nestes (I) schon vor fünf Uhr zuzuschreiben, wodurch die Nesterde von der Morgenluft abgekühlt wurde.

Dieser Nestwechsel wird begreiflicher beim Vergleich der Temperaturentwicklung in der Nesterde (Abb. 11). Als die Eiablage aufs neue begann, stieg gleichzeitig die Temperatur in der Nesterde. Das Nest wurde erst nach dem Öffnen verlassen, wonach in entschieden kühlerer Erde ein neues gegraben wurde. Da die Lufttemperatur an den beiden Nestplätzen recht ähnlich gewesen war, scheint der Nestwechsel mit der Temperatur der Nesterde zusammenzuhängen. So war der Mittelwert der Nesterdetemperatur im neuen Nest etwa 7° C niedriger als in dem verlassenen. Spätere grosse Lufttemperaturschwankungen am Nestplatz konnten keine weitere Nestwechsel auslösen.



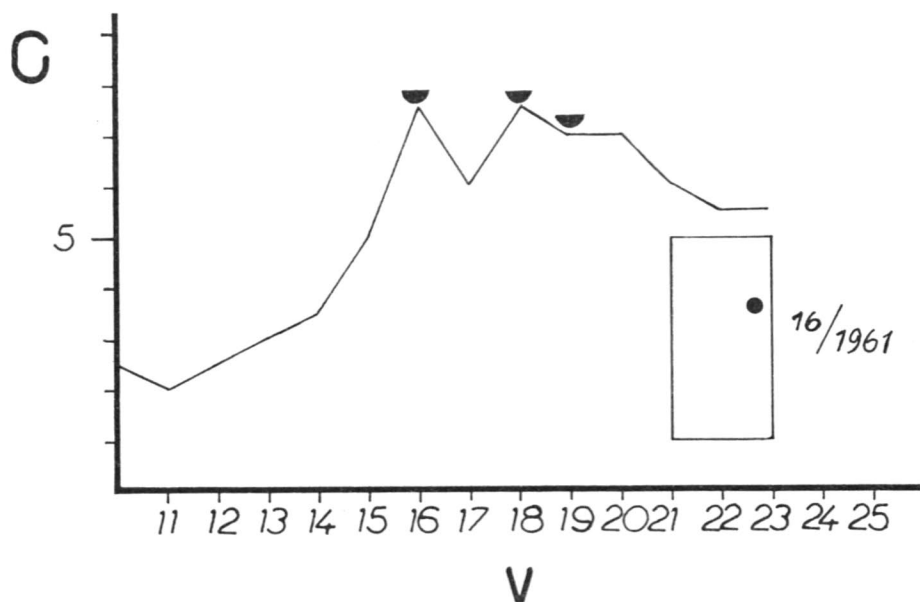


ABB. 12. Temperaturverlauf 5 cm tief in der Nesterde und die Bedeckung der Eier (Käfig Nr. 16 1961)

■ Nest mit trockenem Stroh zugedeckt.

Obwohl der Vogel nach dem Öffnen das alte Nest (Nest I) verliess und ein neues (Nest II) anlegte, kehrte er nach der Eiablage am selben Tage zurück und scharfte das alte Nest (Nest I) 14,30 Uhr gut zu.

Bei der histologischen Untersuchung der Eier im Nest I erwiesen sich die Blastoderme als tot. Im Nest II blieb die Nesterde trotz der sonnigeren Lage kühl und das Schlüpfergebnis war besonders gut (12 Küken aus 12 Eiern = 100 %).

Anscheinend findet die Wahl der Nestplätze auf Grund der Temperatur der Nesterde statt, weshalb eine wohlentwickelte Thermorezeption beim Vogel vorausgesetzt werden muss. Hierauf wurde schon im Zusammenhang mit den verschiedenen Nesttiefen und dem verschiedenen Zudecken der Gelege hingewiesen s.S. 22.

Der Zusammenhang zwischen der Erdtemperatur und dem Zudecken des Nestes kommt deutlicher zum Vorschein, wenn man die Temperaturentwicklung in der Nesterde verfolgt, Käfig Nr. 16 1961 (Abb. 12). Durch die vor der Sonne geschützte Lage (Abb. 1 u. 8) schmolz in diesem Käfig der letzte Schnee erst Ende April weg. Die Erde erwärmte sich nur langsam, weshalb auch die Bodenvegetation verspätet war. Als am 11.V das Nest gegraben wurde, war die Lufttemperatur auf dem ganzen Versuchsfelde ziemlich gleich. Nach der

ersten Eiablage am 11.V blieb das Nest offen. Die Mitteltemperatur in der Nesterde war dann  $2^{\circ}\text{C}$ . Nach den täglichen Eiablagen wurde das Nest bis zum 16.V offen gelassen. Nach der Ablage des 6. Eies am 16.V wurde das Nest mit einer dicken Schicht trockenen Stroh zugedeckt. Zu dieser Zeit war die Temperatur in der Nesterde schnell gestiegen, um am 17.V wieder zu sinken. An diesem Tag wurde das Nest nicht zugedeckt. Als die Temperatur der Nesterde anstieg, deckte der Vogel das Nest am 18.V nach dem Legen wieder zu. Die Mitteltemperatur der Nesterde war dann auf  $7,5^{\circ}\text{C}$  gestiegen. Besonders deutlich reagiert der Vogel auf hohe Nesterdetemperatur bei eintretender Brutlust.

Zusammenfassung:

1. Auch wenn die Bodenvegetation teilweise entwickelt war, wurden unbewachsene Nestplätze bevorzugt. Bewachsene Nestplätze wurden häufiger erst nach Nestwechseln angenommen, doch verblieb die Mehrzahl auch dann auf dem nackten Boden.
2. Weder geänderte Licht- noch Lufttemperaturverhältnisse konnten als Ursache für den Nestplatzwechsel angenommen werden.
3. Die anscheinend grosse Bedeutung der Nesterdetemperatur beim Nestwechsel spricht dafür, dass die Erdtemperatur auch bei der Wahl des Nestplatzes ausschlaggebend sein dürfte.
4. Bei der Wahl des Nestplatzes muss demnach eine wohlentwickelte Thermorezeption vorausgesetzt werden.

### Beziehung zwischen hoher Nesterdetemperatur und ausbleibender Bebrütung, trotz vorhandener Brutlust

Bei der Aufzucht des Versuchsmateriales 1957—1958 fing die Bebrütung der Vollgelege unmittelbar an. Aber schon im ersten Versuchsjahre 1959 gaben 12 von 21 Hennen (57.1 %) das Brüten auf, 1960 bloss 6 von 26 Hennen (23.1 %) und 1961 sank diese Zahl auf 4 von 24 Hennen (16.7 %). Diese Weigerung beruhte dennoch nicht auf mangelnder Brutlust, denn die Nester wurden erst nach vielen Brutversuchen im Lauf von mehreren Tagen aufgegeben. So wie auch beim Nestwechsel war das Aufgeben der Bebrütung nicht an bestimmte Tage gebunden, obwohl jedes Jahr gewisse Tage besonders viele Fälle aufwies.

Solche Tage waren:

1959 der 29.VI mit einer Luftmitteltemperatur von  $13^{\circ}\text{C}$ . (Abb. 2)

1960 » 21.VI » » » »  $14.5^{\circ}\text{C}$ .

1961 » 25.VI » » » »  $13^{\circ}\text{C}$ .

TABELLE 7. *Am Tage der Brutweigerung gemessene Nesterdetemperatur in 5 cm Tiefe.*

Käfig Nr.	1959	1960	1961
1	19°		
2			
3			
4			
5	16.5°		
6	16.5°		
7			
8	21°		
9			
10	19.5°		
11	22°		
12	23°	18°	
13			18°
14			
15		17.5°	17°
16			
17			18.5°
18	19.5°	16°	
19	16.5°	16°	
20	17°	18°	
21	16.5°		
22			
23	15.5°		
24			
25			
26			17°
27			
28			
29		16.5°	
30			

Keiner von diesen Tagen war ungewöhnlich warm, weswegen der Brutrhythmus kaum dadurch gestört worden sein konnte (v. HAARTMAN 1956). Diesen Tagen ging eine längere sehr warme Zeit voraus, während welcher die Vögel sehr oft ihre Gelege gut zudeckten, auch noch dann, wenn das Gelege voll war.

Da die Brutversuche sich mehrmals wiederholen konnten, liess sich oft schwer ermitteln, wann das Nest endgültig aufgegeben worden war, weshalb Temperaturmessungen in der Nesterde manchmal erst ein bis drei Stunden später ausgeführt wurden. In einer so langen Zeit muss mit einer Temperaturverschiebung gerechnet werden. Die 1961 in Gebrauch genommene Fernmessapparatur liess genauere Messungen zu.



befürchten war. Das Nest wurde an der voraussichtlichen Stelle am 12.V gegen 16 Uhr gegraben. Nach dem ersten Ei verliess der Vogel das Nest 17,40 Uhr. Zu dieser Zeit war die Mitteltemperatur der Nesterde in 5 cm Tiefe  $3,9^{\circ}\text{C}$  (Abb. 13). Wie meistens in solchen Fällen wurde das Nest offen gelassen, wie auch nach dem zweiten Ei am 14.V, 13,40 Uhr. Inzwischen war die Mitteltemperatur der Nesterde auf  $12,5^{\circ}\text{C}$  gestiegen. Das dritte Ei wurde am 15.V gegen 14 Uhr gelegt. Die Temperatur der Nesterde war zu dieser Zeit fast  $15^{\circ}\text{C}$ . Das Gelege wurde mit einer dicken Lage trockenen Strohs zugedeckt. Wahrscheinlich dank dessen sank die Temperatur der Nesterde trotz der hohen Lufttemperatur auf dem Nestplatze. Als der Vogel am 16.V das Nest besuchte, hatte die Nesterde eine Temperatur von etwa  $16^{\circ}\text{C}$ , weil zwischen 8 und 8,40 Uhr die Sonne ins Nest geschienen hatte. Zur Zeit des Besuches lag das Nest im Schatten. Nach dem Freilegen des Geleges scharrte der Vogel das Nest tüchtig zu. Nach dem Zuscharren sank die Temperatur in der Nesterde. Infolgedessen hatte die Nesterde die gleiche mittlere Temperatur wie am 12.V. Spät am Nachmittag wurde das Nest geöffnet und nach der Eiablage gegen 17 Uhr offen gelassen. Am 17.V wurde nicht gelegt, und der Vogel kam auch nicht zum Nest. In der kühlen Zeit 18.V — 24.V besuchte der Vogel das Nest jeden Morgen. Nach jeder Eiablage wurde das Gelege ausschliesslich mit trockenem Gras leicht zugedeckt.

Die schnelle Temperaturerhöhung der Nesterde am 24.V löste am Morgen beim Vogel keine Reaktion aus. Nachmittags dagegen nach der Eiablage wurde das Gelege besonders dick mit trockenem Gras zugedeckt. In der folgenden Zeit, als die Temperatur sowohl in der Luft wie auch in der Nesterde ständig anstieg, wurde das Gelege jeden Morgen gut zugescharrt, ganz besonders gründlich am 29.V und 30.V. Am 30.V 15,10 Uhr wurde das Nest halb geöffnet. Am gleichen Abend gegen 18,30 Uhr legte die Henne das letzte Ei. Da der Vogel das Nest erst um 21,15 Uhr offen liess, handelte es sich vermutlich um einen misslungenen Brutversuch. Als der Vogel am nächsten Morgen am 31.V 8 Uhr das offene Nest besuchte, wurden alle Eier aus dem Nest gehoben. Nach kurzem Graben wurden die Eier wieder ins Nest gerollt und das Gelege mit Erde zugescharrt. Am gleichen Tag 18,50 Uhr wurde das Gelege freigelegt und die Eier in eine Schicht wie zur Bebrütung geordnet. Doch setzte sich der Vogel nicht auf das Nest, welches über die Nacht offen blieb. Beim Freilegen des Geleges war die Temperatur in der Nesterde etwa  $16,5^{\circ}\text{C}$ . Nach der Abkühlung in der Nacht war die Temperatur in der Nesterde am 1.VI 6 Uhr  $12^{\circ}\text{C}$ . Am gleichen Morgen 8,15 Uhr grub der Vogel im Nest und scharrte es danach zu. Gegen 18 Uhr wurden die Eier wieder in eine Schicht geordnet. Der Brutversuch dauerte dieses Mal etwa 15 Minuten. Gleichzeitig war die Temperatur in der Nesterde etwa  $16^{\circ}\text{C}$ . Noch am 2.VI kam der Vogel wieder und scharrte das Nest zu, um es dann endgültig aufzugeben. Am 4.VI gegen 13 Uhr wurde

versucht, die Nesterde abzukühlen. Durch Einführen von dünnen Röhren wurde die Erde etwa 15 cm unter dem Nest mit kaltem Quellwasser durchtränkt, wobei das Nest nicht unmittelbar mit dem Wasser in Berührung kam. Schon gegen 18 Uhr war die Temperatur in der Nesterde (in 5 cm Tiefe) auf 12° C gesunken. Diesen Nachmittag besuchte der Vogel das Nest nicht. Am 5.VI muss der Vogel das Nest schon morgens geöffnet haben, und die Bebrütung setzte 14,45 Uhr ein, als die Temperatur der Nesterde auf 14° C gestiegen war. Diese Steigerung hielt weiter an und erreichte um 20,25 Uhr, als der Vogel das Nest verliess, 16,5° C. Am 6.VI verblieb das Nest unberührt, und die Temperatur in der Nesterde stieg noch mehr. In den nächsten Tagen 7—9.VI wurde das Nest zweimal täglich besucht. So wurde es zur Nacht geöffnet und am Morgen wieder zugescharrt. Nach dem Züscharren am 9.VI kam der Vogel nicht mehr. Dank der Tätigkeit des Vogels 7.—9.VI war trotz schwankender Lufttemperatur am Nestplatz eine Ausgleichung der Temperatur in der Nesterde zu verzeichnen.

#### Zusammenfassung:

1. In der Legezeit wird, auch bei hoher Lufttemperatur, am Nestplatze aber 9° C unterschreitender Nesterdetemperatur, das Gelege offen gelassen. Bei höherer Temperatur der Nesterde wird das Gelege mit trockenem Gras zugedeckt oder mit loser Erde zugescharrt, öfters erst bei sinkender Lufttemperatur.

2. Trotz vorhandener Brutlust gaben die Hennen die Bebrütung solcher Gelege auf, bei denen die Nesterde auf etwa 16° C oder mehr erwärmt war. Anscheinend hielt die Brutlust mehrere Tage an, und die Nester wurden in dieser Zeit fortwährend besucht.

3. Nach der Abkühlung der Nesterde setzte die Bebrütung des Geleges ein.

4. Das Freilegen der Gelege zur Nacht und das gleichzeitige Ordnen der Eier in eine Schicht, wie zur Bebrütung, deutet auf mehrtägige wiederholte, aber durch die hohe Nesterdetemperatur gestörte Brutversuche hin. Das Offenlassen des überwarmen Nestes bei Aufgeben der Bebrütung sowie sein Züscharren bei wieder steigender Nesterdetemperatur kann dann eine Temperaturengleichung im Neste herbeiführen, aber diese Handlungen sind nicht mit der »Brutpflege« der Megapodiiden zu vergleichen.

### Lokalisierungsversuche der Thermorezeptoren

Im vorigen Abschnitt wurde über ausbleibende Bebrütung der überwarmen Gelege berichtet. Da dieses Ausbleiben der Bebrütung auch bei verhältnismässig mässigen Temperaturen vorkam, muss die Reaktion mit einem Temperatursinn zu tun haben. Eine Thermorezeption kann auch bei weniger auffälligen Hand-

lungen der brütenden Henne angenommen werden. So wird z.B. die für eine normale Entwicklung der Embryonen erforderliche gleichmässige Bruttemperatur u.a. durch öfteres Verlegen der Eier erzielt. Dabei werden die peripheren kalten Eier in die wärmere Mitte des Nestes gerollt. Anfänglich handelt der brütende Vogel anscheinend automatisch. Ist dagegen die Bebrütung länger fortgeschritten, wobei auch die Embryonen eigene Wärme entwickeln, werden in der Regel bloss die abgekühlten Eier vom Vogel der Mitte zu verlegt. Kurz vorher verlegte, noch warme Eier können dabei am Nestrand sogar vom Vogel unüberdeckt liegen (eigene unveröff. Untersuchungen). Solches Urteilsvermögen kann einer Thermorezeption zugeschrieben werden.

Indessen wird das Verlegen der Eier im Brutnest nicht allein genügend sein, um eine gleichmässige Bruttemperatur zu erreichen. Von grosser Bedeutung ist anscheinend die Federstellung der Brüterin. Während der Körper (später auch die Embryonen) Wärme im Nest erzeugt, wird die richtige Bruttemperatur auch durch die Federstellung erzielt. In welchen Masse die Federstellung durch Thermorezeption beeinflusst wird, ist ungewiss. Indessen wurde in den Versuchen beobachtet, wie die Federstellung erst nach einem »Nachfühlen« im Nest geändert wurde. Bei solchen Handlungen wird der Kopf zwischen der Eierschicht und dem Körper gehalten. Öfters fährt der Kopf über die Eier, ohne diese zu rollen.

Die Lokalisierungsversuche der Thermorezeptoren konnten auf die nackten Stellen des Gesichtes (MARSHALL 1961) und die laryngo-orbitale Region beschränkt werden. Eine Annahme der Thermorezeption in der Rachengegend bei *Leipoa ocellata* ist von Frith (1957) ausgesprochen worden. Bei seinen Beobachtungen über die Brutpflege dieser Art glaubte er Sand aus dem Schnabel fallen zu sehen.

Bei denjenigen Beobachtungen am Rebhuhn, wo eine Thermorezeption angenommen werden musste, wie z.B. das Nachprüfen in einem übererwärmten Nest, wurde ebenfalls aus dem Schnabel fallende Erde gesehen. Doch waren die Bewegungen des Vogels zu schnell, um das Öffnen des Schnabels feststellen zu können. Ob der Schnabel bei der Arbeit geöffnet wird, konnte erst durch ein schnelles Filmen (64 Exp./Sek.) erkannt werden. Beim langsamen Projizieren des Filmes liess sich bestätigen, dass der Schnabel während der ganzen Arbeit geschlossen blieb. Der beobachtete herunterfallende Sand wurde von der ausgehöhlten oberen Schnabelspitze mitgerissen. Auch bei den langsamen Bewegungen, wie z.B. beim Verlegen der Eier während der Bebrütung, wurde der Schnabel geschlossen gehalten. Auf Grund obiger Beobachtungen können die für das Brutgeschäft erforderlichen Thermorezeptoren kaum in der Rachengegend sitzen.

Von den nackten Partien im Gesicht kommt die Wachshaut als Sitz der Rezeptoren nicht in Betracht, da Vögel mit vollkommen beschädigter Wachs-

haut so wie die Normalen reagierten. Demnach sind die Rezeptoren vermutlich in der Augengegend zu suchen. Ein Nachweis der Rezeptoren in dieser Gegend bei erwachsenen Vögeln war jedoch im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich.

Stattdessen wurde ein anderer Weg gewählt. Von der Tatsache ausgehend, dass ein poikilothermes Küken eine bestimmte Temperatur seiner Umgebung verlangt, müsste es auch eine Wärmequelle lokalisieren können.

In den ersten Versuchen 1962 wurde ein  $45 \times 60$  cm grosser, von einer 15 cm hohen Wand umgebener Versuchsraum benutzt. In der Mitte wurde ein elektrischer Widerstand (100 Watt) als Wärmequelle aufgestellt. Der aufrechte 10 cm hohe Zylinder wurde mit einem Drahtnetz, Maschenweite 3 mm, 10 cm Ø, umgeben. Das ein Tag alte Küken wurde in einer Ecke des Versuchsraumes freigelassen, wonach der Raum verdunkelt wurde. In sämtlichen 10 Versuchen lief das Küken piepend herum. Dabei passierte es mehrmals die Nähe der Wärmequelle, ohne anscheinend darauf zu reagieren. Erst nach stärkerer Abkühlung wurde der aufgewärmte Platz angenommen. Als Versuche mit 5 anderen Küken bei Tageslicht wiederholt wurden, verhielten sich die Küken genau so wie im Dunkeln.

Die gleichen Versuche mit zehn im Brutapparat geschlüpften Küken zeigten eine bedeutend schnellere Reaktion auf Wärme. Diese brauchten nur in die Nähe der Wärmequelle zu kommen, um augenblicklich auf diese zuzusteuern. Dabei wurden Plätze mit geeigneter Temperatur schnell ausfindig gemacht, und die Vögelchen kehrten nach kürzeren Ausflügen zu diesen zurück. Im Vergleich zu den bei der Henne geschlüpften waren die aus dem Brutapparat genommenen Küken ruhig und mit der Wärme zufrieden. Die langsame Anerkennung der Wärmequelle bei Küken aus natürlicher Brut ist wahrscheinlich durch die Prägung auf die Brüterin bedingt. So wird ein beim Rebhuhn geschlüpft Küken eine führende Glucke erst nach starker Abkühlung anerkennen.

Um den störenden Effekt durch die Prägung zu vermeiden, wurden in den nachstehenden Versuchen ausschliesslich im Brutapparat geschlüpfte Küken verwendet.

Da die künstlich erbrüteten Küken weniger widerstandsfähig als die der natürlichen Brut sein können, war auch ein verschiedener Wärmebedarf bei Küken verschiedener Kunstbrütungen zu erwarten. Infolgedessen musste das Versuchsmaterial auf seinen Wärmebedarf geprüft werden. Um diesen Bedarf festzustellen, wurden fünf natürlich erbrütete, sechs Stunden alte Küken in einem unbeleuchteten Thermostat gehalten. Als die Küken noch drei Minuten nach dem Einsetzen in  $35^{\circ}\text{C}$  missmutig piepten, wurde die Temperatur allmählich erhöht. Bei  $37\frac{1}{4}^{\circ}\text{C}$  ging das Piepen in ein leises Zwitschern über. Wurde die Temperatur weiter auf  $37\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$  erhöht, wurde das Piepen wieder so stark wie bei Beginn des Versuches. Eine Senkung der Temperatur



zurück auf  $37\frac{1}{4}^{\circ}\text{C}$  löste kein Zwitschern aus, sondern die Küken waren still. Eine weitere Senkung bis  $37^{\circ}\text{C}$  rief Piepen hervor.

Ausschliesslich solche Küken der maschinellen Brut, die beim Prüfen auf die Temperatur  $37\frac{1}{4}^{\circ}\text{C}$  so wie die natürlich geschlüpften Küken reagierten, wurden in den Versuchen gebraucht. Insgesamt wurden 43 Küken so geprüft.

Da bei den folgenden Versuchen mit sehr kleinen Wärmequellen (10–15 Watt) gearbeitet wurde, konnte auch der Versuchsraum dementsprechend verkleinert werden. In der Mitte des  $30 \times 30\text{ cm}$  grossen Versuchsfeldes war der Widerstand in einem 4,5 cm hohen und 3 cm  $\varnothing$ , geschlossenen Zylinder aus Messing aufgestellt. Um die vom Zylinder aufgewärmte Luft nicht sofort nach oben steigen zu lassen, war der obere Teil mit einem 1 cm überstehenden Deckel zugeschlossen. Der Boden des Versuchsraums wurde mit einer 2 cm dicken Sandschicht aufgefüllt, wonach der Zylinder etwa 2,5 cm über die Sandfläche ragte. Bei Erwärmung des Zylinders wurde die von den Seiten aufsteigende Warmluft von dem Deckelrand ein wenig zur Seite getrieben. Um die Reaktion der Versuchstiere zu beschleunigen, wurde der Bodensand auf  $4^{\circ}\text{C}$  abgekühlt.

Das Küken reagierte etwa 3 cm von der Zylinderwand und eilte auf die Wärmequelle zu. Es drückte sich gegen die warme Wand, wobei der Hals nach oben gestreckt wurde, und versuchte, auf den Zylinder zu klettern. Zur Zeit der ersten Reaktion auf die Wärme war die Lufttemperatur in der Nähe des Kükenauges  $22^{\circ}$ – $27^{\circ}\text{C}$ . Danach wurde das Küken 5 Minuten in  $35^{\circ}\text{C}$  gehalten, und gleichzeitig wurden seine Augengegenden mit durchsichtigen, gewölbten 1 mm dicken Plastkappen gegen äussere Wärme isoliert. Als das Küken aufs neue in den Versuchsraum gelassen wurde, irrte es planlos umher und fing nach der Abkühlung an zu piepen. Auch wenn das Küken bis auf 1 cm an die Wärmequelle herangeschoben wurde, lief es piepend davon. Wurden jetzt die Plastkappen entfernt und das Küken etwa 3 cm vom Zylinder freigelassen, suchte es augenblicklich die Wärme auf, um weiter nach oben zu klettern.

Da die Möglichkeit, mit Rebhuhnküken zu arbeiten, durch die Kürze der Schlüpfseason weitgehend eingeschränkt wird, wurden die Versuche auch mit Küken der japanischen Wachtel (*Coturnix c. japonica*) weitergeführt. Diese Küken reagierten ganz ähnlich wie die Rebhuhnküken. Zwar verlangten die Wachtelküken in den ersten 6 Stunden nach dem Schlüpfen eine Temperatur von  $38\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$  gegenüber  $37\frac{1}{4}^{\circ}\text{C}$  bei gleichalten Rebhuhnküken, doch war dieser Unterschied bei beiden nach 24 Stunden ausgeglichen. Der kleine Unterschied in der Körpergrösse wurde durch die grössere Aktivität der Wachtel ersetzt, weshalb die Versuchsapparatur unverändert beibehalten werden konnte. Wie die Rebhuhnküken wurden auch die Wachtelküken vor den Versuchen auf ihr Temperaturbedürfnis geprüft, s.S. 42.

Auch die Wachteln folgten der aufsteigenden warmen Luft, wobei sie auf den Zylinderdeckel hüpfen. Wurde dann ein trichterförmiger 6 cm Ø Schirm 2 cm über dem Zylinderdeckel gehalten, beruhigte sich das Küken, als die Temperatur auf 35° C anstieg. Stieg die Temperatur unter dem Schirm weiter, wurde das Küken unruhig, und bei 37° C hüpfte es vom Deckel herunter. Demnach folgte das Küken der warmen Luft nach oben nur so lange, wie die erforderliche Temperatur nicht erreicht worden war; danach strebte es nicht mehr nach oben.

Noch deutlicher geht dies aus den Versuchen hervor, wo den Küken grössere Möglichkeit geboten wurde, der aufsteigenden Warmluft zu folgen. Um ein 20 cm langes und 3 cm dickes Messingrohr wurde eine 5 cm breite Wendeltreppe aus Karton gebaut. Die Steigung der Treppe war 5 cm/Windung. Das Rohr wurde an beiden Enden durch 3 cm lange Wärmeelementen (15 Watt) abgeschlossen (Abb. 14).

In dem ersten Abschnitt der 62 Versuche wurde das untere Wärmeelement erhitzt. Das Küken wurde in den Versuchsraum gesetzt. Als es in die Nähe der aufsteigenden Warmluft kam, lief es beinahe eine Windung die Treppe hinauf und hüpfte dann herunter. Unten angelangt lief das Küken wieder die Treppe hinauf. Bemerkenswert war, dass alle Versuchstiere immer in ein und derselben Richtung liefen.

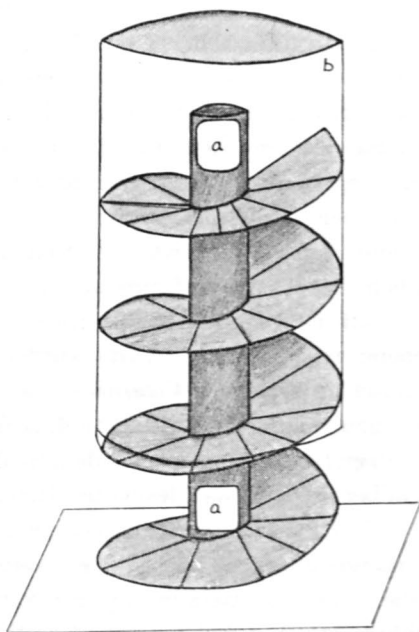


ABB. 14. Vom Plastzylinder (b) teilweise umschlossene »Wendeltreppe« mit Wärmeelementen (a).

Im zweiten Abschnitt der Versuche wurde ein durchsichtiger Plastzylinder von oben nur so tief über die Spirale gestülpt, dass auch die Stelle, wo die Küken vorher heruntergehüpft waren, überdeckt wurde. In diesem Fall lief das Küken die ganze Spirale herauf.

Im dritten Abschnitt der Versuche wurde der Plastzylinder unverändert beibehalten und beide Wärmeelemente erhitzt. Dieses Mal lief das Küken die Spirale herauf, blieb aber 3—5 cm vom oberen Ende stehen und setzte sich dort hin.

In keinem Versuch wiesen die Küken Kälteraktion auf. So hielten sie sich beim Hinauflaufen etwa 1 cm von dem warmen Rohr entfernt. Messungen im ersten Abschnitt der Versuche ergaben 1 cm von der Rohrwand und in der Höhe des Kükenkopfes am Anfang der Spirale  $18^{\circ}\text{C}$ — $23^{\circ}\text{C}$ . Von der halben Windung an hielt sich die Temperatur auf  $30^{\circ}\text{C}$ — $37^{\circ}\text{C}$ . An der Stelle, wo die Küken herunterhüpften, war eine plötzliche Temperatursenkung auf  $23^{\circ}\text{C}$ — $26^{\circ}\text{C}$  festzustellen. — Durch Färben der warmen Luft mit Rauch konnte nachgewiesen werden, dass die Warmluft an der Stelle, wo die Temperatursenkung beobachtet wurde und das Küken absprang, sich von der Spirale entfernte.

Im zweiten Abschnitt der Versuche wurde seitliches Entweichen der Warmluft durch den Plastzylinder verhindert, was auch durch Färbung der Luft bestätigt wurde. In diesem Falle, wo die warme Luft die ganze Spirale bestrich, lief auch das Küken die ganze Treppe entlang.

Im dritten Abschnitt der Versuche entwich die Warmluft gleichfalls längs der Spirale und wurde sogar vom oberen Wärmeelement beschleunigt. Da aber die Lufttemperatur im oberen Ende der Spirale  $40^{\circ}\text{C}$ — $50^{\circ}\text{C}$  betrug, stezte sich das Küken 3—5 cm weiter unten hin, wo nur  $30^{\circ}\text{C}$ — $38^{\circ}\text{C}$  gemessen wurden.

Wurden in den selben Versuchen den Küken die Augen mit durchsichtigen Plastkappen isoliert, folgten sie der aufsteigenden Warmluft nicht mehr. Da die Versuchstiere nicht einmal die Wärmequelle ausfindig machen konnten, irrten sie planlos umher.

#### Zusammenfassung:

1. Bei Handlungen mit vermutlicher Thermorezeption hielt der Vogel den Schnabel stets geschlossen, weshalb die laryngo-orbitale Gegend als Sitz der Rezeptoren kaum in Frage kommt. Auch die Wachshaut konnte ausgeschlossen werden.

2. Als der einzige wahrscheinliche Sitz der Thermorezeptoren ist die Augen-  
gegend zu betrachten.

3. Versuche mit poikilothermen Küken zeigten, dass diese die Wärmequelle auch im Dunkeln gut fanden.

4. Küken, bei denen die Augengegend mit durchsichtigen Plastkappen isoliert wurde, konnten weder im dunklen noch im beleuchteten Versuchsraum die Wärmequelle ausfindig machen.

5. Auf der Suche nach der erforderlichen Temperatur folgten die Küken den warmen Luftströmungen.

6. Die anscheinend langsamere Lokalisierung einer fremden Wärmequelle muss bei Küken natürlicher Brut auf die Prägung zurückgeführt werden.

## Besprechung der Versuchsergebnisse

Die ungewöhnlich späte Heckzeit 1959 war umso erstaunlicher, als gerade in diesem Frühling solche die Gametogenese hemmende Faktoren wie Kälte und Unwetter gänzlich fehlten. In der Akzelerations- und der Kulminationszeit der Frühjahre 1959 und 1961 waren die Lichtverhältnisse dermassen gleich, dass eine Verspätung wegen Mangel an Photostimulation ausgeschlossen werden kann.

April 1959 war sehr warm, und auch der Mai war viel wärmer als gewöhnlich (Abb. 2 u. 3). Plötzliche Umschläge kamen weder im April noch im Mai vor. Eine Retardierung der Gametogenese wegen Kühle (ROWAN 1918) konnte demnach nicht in Frage kommen.

Inwiefern die Heckzeit bei den Rebhühnern von der Wintertemperatur abhängt (KLUIJVER 1951, SNOW 1958), ist unbekannt. Nach dem verhältnismässig milden Winter 1958—1959, (Temperaturmittel für Dez.-März war  $-2.1^{\circ}\text{C}$ ) begann die Eiablage am 20.V. Obwohl der folgende Winter weit kälter gewesen war (Temperaturmittel  $-6.2^{\circ}\text{C}$ ), setzte die Eiablage 1960 schon am 7.V ein. Nach dem aussergewöhnlich milden Winter 1960—1961, (Temperaturmittel  $+0.1^{\circ}\text{C}$ ) begann das Legen am 4.V, also ungefähr ebenso früh wie nach dem vorherigen strengen Winter. Anscheinend wird die Heckzeit beim Rebhuhn im Gegensatz zu vielen anderen Arten (SNOW 1955) kaum von der Winterkälte beeinflusst. Dasselbe stellte v. HAARTMAN (1962) bei mehreren anderen Standvögeln fest. Hier ist zu bemerken, dass die frühe Heckzeit 1960 keine Folge einer explosionsartigen warmen und sonnigen Akzelerationszeit (MARSHALL 1949) sein konnte, im Gegenteil waren der ganze April und die erste Woche im Mai recht kühl. Wenn auch die Heckzeit beim Rebhuhn in diesem kühlen Frühling nicht verzögert wurde, muss die Temperatur, wie bei viele anderen Arten (ROWAN 1918 u. 1927, BAKER & BAKER 1932, SNOW 1958 und v. HAARTMAN 1956 u. 1962) sich dennoch im Sexualzyklus abspiegeln.

Wird der Beginn der Eiablage in den Versuchsjahren mit der auf dem Versuchsfelde herrschenden Lufttemperatur (Lokalklima) verglichen (Abb. 2), fiel die erstere öfters in die Zeit einer Temperatursenkung. So waren im Mai

1959 die ersten drei Wochen aussergewöhnlich warm, und die Eiablage setzte erst in der vierten kühleren Woche ein. Die Mitteltemperatur war zu dieser Zeit  $7,2^{\circ}\text{C}$ . Im Jahre 1960 begannen dagegen die Eiablagen, als die Mitteltemperatur der Luft auf  $6,5^{\circ}\text{C}$  gestiegen war. Ähnlich verlief die Lufterwärmung im Jahre 1961, als die ersten Eier gleichfalls bei einer Mitteltemperatur von  $6,5^{\circ}\text{C}$  gelegt wurden. Im Kontrolljahre 1962 muss der kühle Anfang Mai das Legen verzögert haben, weil dieses Geschäft erst einsetzte, als die mittlere Temperatur am 12.V auf  $6,5^{\circ}\text{C}$  gestiegen war. Der Beginn der ersten Eiablage in jedem Jahr bei einer ziemlich konstanten mittleren Lufttemperatur scheint darauf hinzudeuten, dass die Vögel physiologisch auf bestimmte Temperaturzonen eingestellt sind (Marshall 1949).

Diese Einstellung macht sich nur bei den allerersten Eiablagen jeden Frühling deutlich geltend. Bei späterem Beginn des Legens wird dagegen der Zusammenhang mit der Lufttemperatur mehr oder weniger verwischt. Dies gilt besonders für die alljährlichen, stark verspäteten Fälle, bei denen die Eiablage in einer sehr warmen Zeit anfang. In diesen Fällen aber ist der Bedarf einer hohen Lufttemperatur für den Beginn der Eiablage bloss scheinbar. Es ergibt sich, dass die physiologische Einstellung des Vogels in engerem Sinne nicht auf die Lufttemperatur des Lokalklimas (Makroklima) sondern auf die Temperatur des Mikroklimas eingerichtet ist.

Selbstverständlich können die Messungen des Lokalklimas niemals ein korrektes Bild von den Verhältnissen im Mikroklima geben, obgleich die beiden besonders vor der Entwicklung der Bodenvegetation weitgehend übereinstimmen können. Demnach kann ein kühler Frühling mit schwacher Bodenvegetation dem Vogel ein ähnliches Mikroklima bieten wie ein warmer Frühling mit gut bewachsenem Boden. In warmen Frühlingen kann also das Mikroklima eine gemässigte Temperatur erst nach der Entwicklung der Bodenvegetation erreichen. Die dazu erforderliche Zeit ist stets so lang, dass die verspäteten Fälle von der grossen Mehrzahl weit getrennt sind. Ob vorher eine Retardierung der Gametogenese (KEAST 1960, PETTINGILL 1960, MARSHALL 1961) eingetreten war, konnte in den Versuchen nicht entschieden werden. Die ungewöhnlich stark verspätete Heckzeit 1959 lässt einen solchen Zustand vermuten.

Im Hinblick auf das oben Gesagte darf man annehmen, dass die Bodenvegetation für die Bestimmung der Heckzeit nicht bloss beim Rebhuhn, sondern wahrscheinlich auch bei manchen anderen spätnistenden Feldvögeln, wie z.B. der Wachtel (*Coturnix c. coturnix*) und dem Wachtelkönig (*Crex crex*), grosse Bedeutung haben könnte.

Dass hohe Temperatur zur Verzögerung der Heckzeit beitragen kann, harmoniert mit den Beobachtungen bei den wilden Vögeln, die eine mehrtägige gemässigte Temperatur vor der Ovulation benötigen, um ein maximal grosses

Ei produzieren zu können (KENDEIGH 1941). Versuche mit dem Haushuhn haben gezeigt, dass zu hohe Temperaturen die Eiergrösse weit mehr beeinflussen als zu niedrige (BENNION & WARREN 1933 nach ROMANOFF & ROMANOFF 1949).

Die grosse Empfindlichkeit gegen hohe Temperaturen beim Rebhuhn hat wahrscheinlich mit dem offenen Brutplatz in der Kultur- und Buschsteppe zu tun. Eingangs der Vegetationsperiode würde in solchen Biotopen eine Stimulation der Gametogenese durch extrem hohe Temperaturen die Gelege stark gefährden s.S. 24. Wie bei vielen anderen Arten in verhältnismässig trockenen Gegenden (MOREAU 1931, 1936 u. 1950, BAKER 1938, LACK 1950, SKUTCH 1950, MARSHALL 1951 u. 1955, VOOUS 1950) wird wahrscheinlich auch beim Rebhuhn keine absolute Periodizität eingehalten.

Eine Stimulation zur Fortpflanzung durch Regen an sich (MARSHALL & DISNEY 1957, SERVENTY & MARSHALL 1957), konnte in meinen Versuchen nicht beobachtet werden. So begann z.B. die Heckzeit nach dem extrem trockenen April 1961 sogar etwas früher als nach dem mehr normalen April 1960. Dagegen kann die Abkühlung durch Regen in sonst warmen Zeiten eine für die Gametogenese erforderliche Temperaturzone herbeiführen. Gleichzeitig wird vom Regen auch die Bodenvegetation gefördert, wodurch die so notwendige Temperaturzone auch später in sehr warmer Zeit beibehalten werden kann.

Es ist sogar anzunehmen, dass in warmen, nicht unbedingt äquatorialen Gegenden viele Arten ihre Temperaturzone nicht vor der kühlenden Wirkung eines Niederschlages erreichen können. So berichtet z.B. MEYER (1930 S.6) »Wir haben jetzt, Ende August 1929, ganz aussergewöhnliches Wetter, wie ich es in den 26 Jahren hier auf Vuatom noch nicht erlebte. Fast garkein Südost-Monsun, viel Regen, tageweise sogar starken Nordwest. Dieses Wetter scheint auch seinen Einfluss auf die Bruttätigkeit der Vögel auszuüben. *Cisticola* rief schon im Juli; *Alcedo* begab sich wieder ans Graben; die *Aplonis cantoroides* legen und brüten ohne Pause weiter, ebenso *Hirundo*. Schon befürchtete ich, das kalte Wetter würde auch von bösem Einfluss sein auf 2 *Megapodius*-Eier, die ich hier hatte.«

Normalerweise fängt die Bruttätigkeit der Vögel auf Vuatom in der kühlen, trockenen Zeit nach der Regenperiode an. Aber auch dann nicht unmittelbar im April, sondern die Vögel warten die noch kühlere Zeit im Mai-Juni ab. Daher ist eine Stimulation durch den Regen an sich unwahrscheinlich. Eine wiederholte oder sogar pausenlose Bruttätigkeit 1929 schon im August auf Vuatom muss eher der für die Jahreszeit ungewöhnlichen Kühle zugeschrieben werden. Diese auffallende Verschiebung der in diesen Gegenden sonst absoluten Periodizität bei den oben erwähnten Arten wurde durch den Ausfall eines die Gametogenese hemmenden Faktors ermöglicht, d.h. in diesem Falle die hohe Temperatur. Anscheinend spielt in den Tropen die hohe Temperatur die

gleiche Rolle als »Inhibitor« (MARSHALL, 1961) wie die Kälte in der gemässigten Zone.

In beiden Fällen handelt es sich also um eine Temperatur, die ausserhalb der für jede Art spezifischen Temperaturzone liegt, in welcher die Akzeleration und Kulmination der Gametogenese möglich wird.

Vor diesem Hintergrund gesehen werden auch die variierenden Brutzeiten in der gemässigten Zone leichter verständlich. So wird bei normaler Photostimulation die Akzeleration der Gametogenese eingeleitet, sobald die Temperaturzone erreicht ist (ROWAN 1938). Treffen danach Temperaturschwankungen ein, ist in der Regel eher ein Unterschreiten als ein Überschreiten der Temperaturzone zu erwarten. Starke Abkühlung des Temperaturklimas durch Wind oder Regen, und insbesondere durch beide gleichzeitig, kann deshalb den Beginn der Heckzeit verzögern. Während der Heckzeit wiederum wird ein Unterschreiten der Temperaturzone eine Retardierung der Gametogenese und damit eine Pause in der Eiablage zur Folge haben.

Davon ausgehend, dass eine Art physiologisch auf eine bestimmte Temperaturzone eingestellt ist, wäre eine Retardierung der Gametogenese in erster Linie in solchen Gegenden zu erwarten, wo auch die grössten Temperaturschwankungen vorkommen. Demnach müssten Gebiete im Binnenlande grössere Unterschiede in den Heckzeiten aufweisen als die Küstengebiete der gleichen Breiten. Aber auch in ein und demselben Gebiet müssen die Temperaturverhältnisse abhängig von der Lage, Vegetation usw. sein. Andererseits müsste die grössere Erwärmung im Binnenlande südlichere Arten begünstigen, während die niedrigere Temperatur in den Küstengebieten eine Überschreitung der Temperaturzone nördlicher Arten verhindert. Das heisst, während die südlichen Arten im Binnenlande ihre nördliche Ausbreitungsgrenze überschreiten können, wird die südliche Grenze nördlicher Arten längs dem Küstengebiete weit nach Süden verschoben. Daraus ergibt sich, dass gemässigte Gegenden mit ausgeglichenem Klima die besten Voraussetzungen für die Fortpflanzung sowohl südlicher wie nördlicher Arten bieten müssen. Tatsächlich wurde dies auch auf Inseln, die von warmen Meeresströmungen umspült sind, beobachtet. Am deutlichsten jedoch tritt »die Gunst der Insel« (Niethammer 1963) bei der Einbürgung von Arten aus verschiedenen Gegenden hervor.

Man darf annehmen, dass eine solche Einstellung auf eine bestimmte Temperaturzone auch zu der Ausbreitung einer Art beitragen könnte. Dann würden durch den inneren Druck einer Population die Individuen der Randgebiete nach aussen verschoben. Demnach können auch weniger günstige Randbezirke besiedelt werden. Falls die Art ihre Temperaturzone in dem neuen Gebiet einhalten kann, und der »innere Rhythmus« der Gametogenese keine Hindernisse entgegenstellt, werden die Aussichten für eine gelungene Fortpflanzung und demgemäss eine Neubesiedlung umso grösser. Im Vergleich zu der ur-

sprünglichen Ausbreitung müssen die Temperaturverhältnisse in den Randbezirken weit labiler sein, was wieder zu einer nur kurzfristigen Besiedlung führen müsste. Eine »Verschlechterung« der Temperaturverhältnisse wird also demgemäss die Art in die Richtung der günstigeren Temperaturverhältnisse zwingen. Dabei ist garnicht gesagt, dass die Ausbreitung in das frühere Gebiet zurückweicht, obwohl dies natürlich am wahrscheinlichsten ist. Bei der »Verschlechterung« des Temperaturklimas in einem Ausbreitungsgebiet können manche Orte auch günstig bleiben, welcher Umstand zur Entstehung von isolierten Populationen führen könnte. Eine weitere Entwicklung des Temperaturklimas in der gleichen Richtung könnte zu einer vollständigen Vernichtung der Population führen.

Wenn man bedenkt, dass im arktischen Lappland ein Kontinentalklima, aber in den übrigen Teilen Finnlands ein Seeklima herrscht, wird jede »Klimaverbesserung« gerade die Gegenden mit Kontinentalklima verhältnismässig stärker erwärmen als die übrigen Teile Finnlands. Der Drang nach günstigeren Temperaturgegenden müsste sich also am deutlichsten in den Randbezirken des arktischen Lapplands geltend machen. Demnach wäre eine gleichzeitige Verschiebung der Ausbreitungsgrenzen nach Norden für sowohl südliche wie auch arktische Arten nach einer »Klimaverbesserung« (SIIVONEN & KALELA 1937, KALELA 1946, 1949, 1952 u. 1955, MERIKALLIO 1951) nicht zu erwarten. Erst die letzten ausserordentlich warmen Frühjahre 1959—1963 haben weiteren Aufschluss hierüber gegeben. Gegenüber den Zugvögeln, bei denen die Grenzverschiebungen durch solche Faktoren wie verlängerter oder verkürzter Zug, Verhältnisse in den Winterquartieren u.s.w. (OTTERLIND 1954) bedingt sind, vermitteln die für die Temperaturerwärmung empfindlicheren Standvögel (KALELA 1946) ein deutlicheres Bild.

Um mit ein paar Beispielen die Verhältnisse zu beleuchten, wird hier die Ausbreitung des südlichen Rebhuhnes mit der des arktischen Schneehuhnes verglichen. Seit der »Klimaverbesserung« 1934 hat sich das Rebhuhn hauptsächlich im Süden Finnlands ausgebreitet. Danach entstanden isolierte Populationen in Mittel-Finnland, während zugleich die Küstengebiete bis nach Tornio besiedelt wurden. Der Aufschwung in den aussergewöhnlich warmen Frühjahren 1959—1961 betraf fast ausschliesslich die Küstengegend auf  $62^{\circ}$ — $64^{\circ}$  n. Br. wogegen die ursprüngliche Ausbreitung in den südlichen Teilen des Landes und auch die von  $64^{\circ}$  n. Br. nordwärts gelegenen Gebiete fast leer wurden. Zur selben Zeit erfuhr die Ausbreitung des Schneehuhns eine eigenartige Veränderung. Im Süden verschwanden die isolierten Populationen. Stattdessen entstanden solche in Mittel-Finnland. Dagegen war die Verbreitung im Norden recht einheitlich. In den auch im Norden extrem warmen Frühlingen 1959—1961 wurde die Populationsdichte sowohl im Norden wie auch in Mittel-Finnland äusserst gering. Dagegen war eine sehr starke Zunahme der Popula-



tionsdichte im Küstengebiet auf  $62^{\circ}$ — $64^{\circ}$  n. Br. zu verzeichnen (eigene unveröff. Untersuchungen.)

Obwohl die Ausbreitungsgebiete im grossen und ganzen dieselben verblieben, kamen die beiden Arten in den meisten Fällen nur spärlich vor. Wie das Schneehuhn wies auch das Rebhuhn die grösste Populationsdichte im Küstengebiet auf  $62^{\circ}$ — $64^{\circ}$  n. Br. auf. Die gute Fortpflanzung kann u.a. als Beweis für eine ungestörte Gametogenese gelten. Eine durch die hohe Temperatur verursachte Retardierung besonders während der Kulmination konnte im kühlen Küstengebiet nicht zustande kommen. Im Vergleich mit dem Rebhuhn ist beim Schneehuhn eine Einstellung auf eine niedrigere Temperaturzone zu erwarten. In den warmen Frühlingen 1959—1961 konnte deshalb eine durch hohe Temperatur entstehende Retardierung vorausgesetzt werden. Die Erwärmung war am grössten in Gegenden mit Kontinentalklima, besonders in den Fjellgebieten. Auch falls keine Auswanderung stattgefunden hätte, muss eine Retardierung der Gametogenese sich in der Populationsdichte abspiegeln. In extremen Fällen macht sich dies am deutlichsten in der grossen Zahl einsamer adulter Individuen bemerkbar. Es darf dabei angenommen werden, dass eine mehrjährige Wiederholung extrem warmer Brutperioden auch zur Leerung solcher Gegenden führen müsse.

Durch den »inneren Rhythmus« tritt die Heckzeit beim Schneehuhn verhältnismässig spät ein. In dieser Zeit wird die Möglichkeit zum Einhalten der erforderlichen Temperaturzone am grössten in den kühlen Küstenstrichen sein, und das umso mehr, je wärmer die Jahreszeit ist. Dementsprechend geht die Verbreitung des Schneehuhns, wie bei vielen anderen arktischen Arten, am Bottnischen Meerbusen entlang weit nach Süden. — Bei den Standvögeln können deshalb die Verschiebungen der Randbezirke des Verbreitungsgebiets u. a. als Folge günstiger Fortpflanzungsbedingungen verstanden werden.

Bei den Zugvögeln können Verschiebungen in der Ausbreitung schon auf Grund des verlängerten oder verkürzten Zuges zustande kommen. Falls das Temperaturklima das Einhalten der erforderlichen Temperaturzone gestattet, wird demnach eine erfolgreiche Brut begünstigt. So treten in kalten Frühlingen mehrere nördliche Arten balzend oder sogar brütend aussergewöhnlich südlich auf (DURANGO 1947, BERGMAN 1952, WITT-STRÖMER, INGRITZ & MAGNUSSON 1956 u.a.) In ihrem Verlangen nach einer bestimmten Temperaturzone können anscheinend manche Arten ihre erste Brut im Süden und die zweite Brut sogar im hohen Norden aufziehen (SWENK 1929, MOREAU 1951 und PEIPONEN 1957).

Wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, wird die Ausbreitung der sowohl südlichen wie arktischen Arten nach einer »Klimaverbesserung« nicht notwendig in derselben Richtung verschoben, sondern jede Art zieht für sie günstigere Temperaturverhältnisse vor. Tatsächlich wiesen im Jahre 1961 das

Rebhuhn und das Schneehuhn, d.h. eine südliche und eine arktische Art, eine erstaunlich grosse Populationsdichte Seite an Seite in denselben Gegenden und sogar in derselben Umgebung auf. Dagegen wurden die früheren Ausbreitungsgebiete nur von einzelnen kleinen Völkern gehalten.

Die Bedeutung der Klimabedingtheit besonders in den brutzeitlichen Verhältnissen wird auch von KALELA (1946 S. 91) ausgesprochen: »Selbstverständlich sind die obigen Ergebnisse nur als sozusagen statistisch zu betrachten und können in Bezug auf die einzelnen Arten nur Hinweise für künftige Untersuchungen geben. Dies gilt vor allem dem zurückgewichenen Artenbestand. Die Biologie der verschiedenen Arten ist ja im vorhergehenden nur grob schematisch berücksichtigt worden, auch wenn nur an die Klimabedingtheit gedacht wird. So ist es z.B. keineswegs gesagt, dass die Wintermonate für die Populationsentwicklung aller Stand- und Strichvögel die kritische Zeit bilden, vielmehr ist es sehr wohl möglich, dass die brutzeitlichen Verhältnisse in gewissen Fällen eine wichtigere Rolle spielen. So werden die Brutbiotope von *Petronia petronia*, also einem typischen Standvogel, von sonnigen Südhängen gebildet, was auf Anforderungen an eine hohe brutzeitliche Temperatur hinweisen könnte.»

Eine Abweichung des Temperaturklimas in den Grenzregionen der Ausbreitung und in den ausserhalb derselben liegenden Gegenden wird in der Regel zu klein sein, um eine Besiedlung durch Retardierung der Gametogenese verhindern zu können. Klimabedingte Hemmungen der Gametogenese sind dagegen mit zunehmender Temperaturabweichung zu erwarten. So haben die Versuche mit Rebhühnern gezeigt, wie eine ungünstige Temperatur die Legeintensität und damit die Produktivität beeinflusst, s. S. 18. Eine Eroberung sowie auch das Behalten neuer Gebiete muss sodann durch die verkleinerten Gelege erschwert werden. Gleichzeitig dürften die Gelege in steigendem Masse von klimabedingten Schäden bedroht sein.

In den Versuchen war in der kühlgsten Heckzeit die Legeintensität am grössten und liess mit zunehmender Wärme in den anderen Jahren nach. Auf Grund der Korrelation zwischen der Legeintensität und der Gelegegrösse, s. S. 19, nimmt mit zunehmender Temperatur die Zahl der Eier ab. Dasselbe zeigte auch KENDEIGH (1941) bei *Passer domesticus*. Bei meinen Feldbeobachtungen in früheren Jahren wie auch bei den Volierzuchten 1957—1958 wurde in der Regel ein Legeintervall von 1,0 Tagen verzeichnet. Das selbe Legeintervall galt auch für das kühle Kontrolljahr 1962. Aber auch im wärmsten Frühling 1960, in dem das durchschnittliche Legeintervall am längsten war, kamen zwei Fälle mit Legeintervallen von 1,0 Tag vor. In den beiden Fällen, Käfige Nr. 2 und 30, waren die Käfige mit alter dichter Korbweide überwachsen. Wegen der starken Beschattung waren diese Käfige entschieden kühler als die nur mit Gras bewachsenen. — Dänische Rebhühner wiesen 1953 ein Legeintervall von 1,48

Tag auf (PALUDAN 1954). Nachkommen der dänischen Rebhühner in den warmen Verhältnissen Neuseelands wiederum hatten ein Legeintervall von 2 Tagen oder noch mehr (WESTERSKOV 1961 mündl.).

Auf Grund des Obigen kann eine Verlängerung des Legeintervalls und damit eine Verkleinerung der Gelege in der Richtung von kühleren zu wärmeren Gegenden hin innerhalb des Ausbreitungsgebietes angenommen werden. Auch MERIKALLIO (1931) stellt eine etwas grössere Gelegegrösse für Mittel-Finnland als für Süd-Finnland fest. Obwohl seine Zusammenstellung auch Gelege mit bloss einem oder einigen Eiern (?) enthält, gibt er für Mittel-Finnland den grossen Mittelwert 18,57 und für Süd-Finnland 17,50 an. Im Hinblick darauf, dass das gemässigt temperierte Dänemark einen Mittelwert von 15,92 (PALUDAN 1954) und England nördlich 52° 30' den Mittelwert von 15,46 (BLANK & ASH 1960) haben, erscheinen die von Merikallio angegebenen Werte etwas hoch. — Die grossen Schwankungen der Gelege in verschiedenen warmen Jahren (Tab. 2) erschweren den Vergleich der Mittelwerte.

Um einen deutlicheren Überblick über die mit steigendem Temperaturklima abnehmende Gelegegrösse zu erhalten, wurden statt der Mittelwerte die grössten jeweils beobachteten Gelege miteinander verglichen. Demnach ergibt sich:

Mittel-Finnland	Max. 27 Eier im Gelege.	(MERIKALLIO 1931)
Süd-Finnland	» 26 » » »	( » 1931)
Dänemark	» 24 » » »	(PALUDAN 1954)
Süd-England	» 23 » » »	(BLANK & ASH 1960)
Deutschland	» 22 » » »	(NIETHAMMER 1942)

Ausserdem sei noch erwähnt, dass Gelege mit über 20 Eiern in Nord-Europa gewöhnlich sind, wogegen Gelege mit dieser Eierzahl nur selten in Mittel-Europa angetroffen werden (MERIKALLIO 1931). Ein Vergleich der Gelegegrössen in Gegenden mit so verschiedenem Klima kann natürlich nur grob schematisch sein.

Inwiefern Faktoren wie Niederschlag und Photostimulation die Legeintensität beeinflussen, blieb ungeklärt. Vieles deutet darauf hin, dass die Temperatur der Umgebung eine Schlüsselstellung im Brutgeschäft einnimmt. Anscheinend ist das Rebhuhn bezüglich der Legeintensität physiologisch auf eine bestimmte Temperaturzone eingestellt. — Demnach kann die grösste Legeintensität nur bei günstiger Temperatur erreicht werden. Das Legeintervall erreicht dabei sein Minimum, weshalb das Gelege dann auch in kürzester Zeit vollgelegt wird. Auch muss die kurze »Wartezeit« der Eier, d.h. die Zeit vom ersten Ei bis zur Bebrütung, zu guten Schlüpfsergebnissen beitragen. So wird die Gefahr für eine übermässige Erwärmung der Nesterde und demnach Wärmeschäden oder Aufgeben der Bebrütung (Tab. 6 und S. 38) dementsprechend geringer.

Wie bei hoher, nimmt die Legeintensität auch bei niedriger Temperatur ab. Dabei beeinträchtigt die zu niedrige Temperatur, wie beim Haushuhn (BENNION & WARREN 1933), das Rebhuhn weniger als zu hohe. In Übereinstimmung damit müsste in kühlen Frühlungen ein besseres Schlüpfergebnis zu erwarten sein als in den warmen. Dank der späten Heckzeit wird auch die Erde so erwärmt, dass nur eine ausserordentlich lange und starke Temperatur-senkung die gut eingebetteten Gelege zu schädigen vermag. Desgleichen wirkt sich kühle Wartezeit weniger schädlich aus als zu warme, S. 24.

Gute Schlüpfergebnisse in den allzu warmen Heckzeiten sind kaum zu erwarten. Zwar nimmt die Gelegegrösse stark ab, die Wartezeit wird jedoch durch verlängerte Legeintervalle verhältnismässig lang. Die Gefahr der übermässigen Erwärmung der Nesterde wird dabei entschieden gross. In Gegenden mit zu hoher Temperatur in der Brutzeit müssen die kleinen Gelege und die Gefahr der Wärmeschäden sich in der Populationsdichte widerspiegeln. Zweifellos spielt die Temperatur bei der Ausbreitung einer Art eine grosse Rolle (OTTERLIND 1954). Anscheinend wird beim Rebhuhn das Halten eines eroberten Ausbreitungsgebietes durch eine möglichst zahlreiche Nachkommenschaft erzielt. — Zurückblickend lässt sich sagen, dass die Bedeutung der Frühlings- und Sommertemperatur im Brutgeschäft beim Rebhuhn sich hauptsächlich in der Grösse der Nachkommenschaft geltend macht, ohne dabei die Lebensmöglichkeit der erwachsenen Individuen einzuschränken. Die komplizierte gegenseitige Wirkung zwischen einerseits der Einstellung der Art auf eine bestimmte Temperaturzone und anderseits dem auf dem Nistort herrschenden Temperaturklima spiegelt sich vermutlich sowohl in der Ausbreitung wie auch in der Fluktuation ab.

Das vom Rebhuhn gehaltene grosse Ausbreitungsgebiet (VOOUS 1960) wird wahrscheinlich durch die vielen, verschiedenen Klimabedingungen angepassten Rassen ermöglicht (HARTERT 1921—22, STANTSCHINSKY 1929, NIETHAMMER 1942).

In der offenen Heckumgebung muss mit grossen Temperaturschwankungen und besonders mit hoher Wärme gerechnet werden. Die für das Vollgelege benötigte lange Legedauer bringt vermutlich in grossen Teilen des Ausbreitungsgebietes die Gefahr von Wärmeschäden mit sich. Zugleich muss angenommen werden, dass das ganze Ausbreitungsgebiet grossenteils dank des Schutzmechanismus gegen Wärmeschäden gehalten werden kann. So wurden in verschiedenen Jahren verschieden tiefe Nestmulden gegraben, S. 22. In Frühlungen mit kalter Erde, auch bei hoher Lufttemperatur, blieb die Neigung zum Zudecken der Nester aus. Dasselbe war der Fall bei mässig temperierter Erde, d.h. entweder in kühlen Frühlungen oder in warmen Frühlungen mit gut entwickelter Bodenvegetation wie z.B. im Kontrolljahre 1962. Der Schutzmechanismus machte sich nur in Frühlungen mit aussergewöhnlich warmer

Nesterde geltend. Diese Reaktion auf hohe Erdtemperatur wird besonders deutlich bei der Aufzucht von Rebhühnern auf Neuseeland. Die aus dänischen Rebhühnereiern erbrüteten Vögel scharrten in den neuen Verhältnissen nach jedem Legen die Eier tief in den warmen Boden ein (WESTERSKOV 1961 mündl.).

Ob die am Nestplatze herrschende Lufttemperatur das Zudecken des Nestes veranlasst, konnte in den Versuchen nicht bestätigt werden. Die Auslösung der Handlungen bei sowohl niedriger wie auch sinkender Lufttemperatur am Nestplatze deutet darauf hin, dass dies nicht der Fall wäre.

Obgleich das Zudecken wie auch das Offenlassen des Nestes nur als Schutzmechanismus zu betrachten ist, kann als Schlussergebnis dieser Handlungen eine Temperaturregulierung in der Nesterde verzeichnet werden, s. S. 40. Dabei tragen diese Handlungen eher zum Verhüten von zu hohen Temperaturen in der Nesterde bei, können jedoch niemals zum Halten einer bestimmten Temperatur, wie bei den Megapodiiden führen. Erfolgreich sind diese Handlungen nur bei kürzeren Temperaturerhöhungen. Bei länger andauernden Erwärmungen wird die Nesterde so stark erwärmt, dass durch das Offenlassen des Nestes keine genügende Abkühlung mehr zu erreichen ist.

Wie schon früher erwähnt, können die Handlungen bei kühler Nesterde ausbleiben. Schädigungen der Eier durch solche Temperaturen sind jedoch weit seltener als bei warmer Nesterde. Sollte dennoch die Nesterde zu stark abgekühlt werden, wie z.B. in den Fällen, wo die tiefer gelegene Erde noch gefroren ist und trübes Wetter hinzukommt, kann der Vogel mit einem Nestwechsel reagieren. Das neue Nest wird dann an einer wärmeren, z.B. der Sonne ausgesetzten Stelle angelegt. Eine für die Eier günstigere Nesterdetemperatur wird aufgesucht.

Dieses Verlangen nach bestimmter Nesttemperatur beim Rebhuhn (KRÜGER 1961) erinnert an die Wahl des Nestplatzes bei *Selasphorus rufus* (HORVATH 1964.)

Von grösster Bedeutung für die Schlüpfresultate beim Rebhuhn scheint die Fähigkeit zu sein, einen für das Gelege günstigen Nestplatz zu wählen und insbesondere beim Eintreten ungünstiger Verhältnisse den Nestplatz zu wechseln (Tab. 6 und S. 31). Inwiefern dabei bloss die Temperatur der Nesterde ausschlaggebend ist, konnte durch Messungen allein nicht nachgewiesen werden. Aus diesem Grund wurden die Nestplätze in den Versuchsjahren miteinander verglichen. Davon ausgehend, dass 1960 die Nestplätze unverändert beibehalten wurden, wogegen 1959 sehr zahlreiche und 1961 nur einige Nestwechsel stattfanden (Abb. 8), wurden zuerst alle Nestplätze mit ungefähr der gleichen Lage im Käfig ausgesondert (Abb. 15). Werden die Versuchsjahre in Bezug auf die Nestplatzwahl miteinander verglichen, erweist sich:

1959 und 1960 standen 11 Nester an dem gleichen Platz.										
1959 und 1961	•	12	•	•	•	•	•	•	•	•
1960 und 1961	•	12	•	•	•	•	•	•	•	•

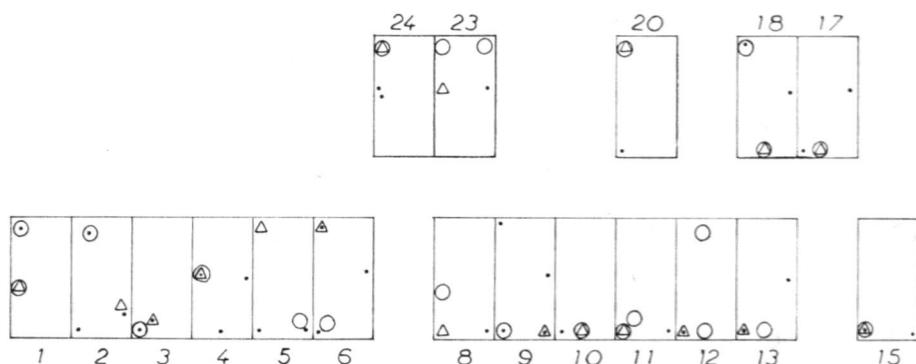


ABB. 15. In den selben Käfigen in allen Versuchsjahren gegrabene Nester.

● Nestplatz 1959  
△ » 1960  
○ » 1961

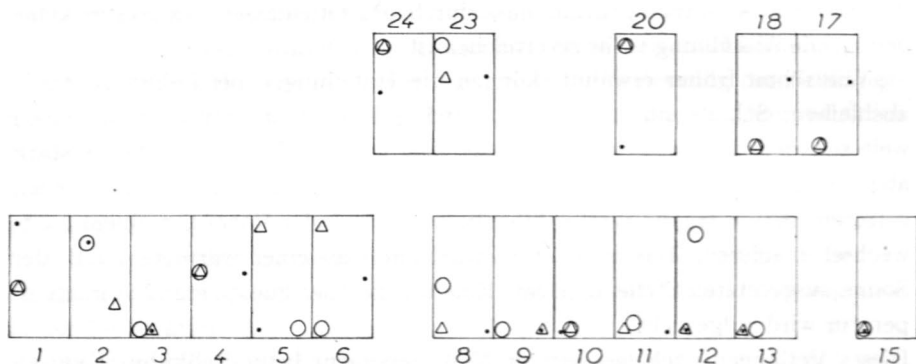


ABB. 16. In den selben Käfigen in allen Versuchsjahren gegrabene endgültige Nester.

● endgültiger Nestplatz, 1959  
△ „ „ 1960  
○ „ „ 1961

Hieraus ergibt sich, dass die Nestwahl in den verschiedenen Jahren gleich war. Werden dagegen beim Vergleich bloss die endgültigen Nestplätze berücksichtigt, also nachdem die Vögel durch veränderte Verhältnisse die früheren Nestplätze verlassen und neue günstigere annehmen mussten (Abb 16), ergibt sich folgendes:

1959 und 1960 standen 6 Nester an dem gleichen Platz.

1959 und 1961	5	»	»	»	»	»
---------------	---	---	---	---	---	---

1959 und 1961	9	9	9	9	9	9	9
1960 und 1961	9	11	9	9	9	9	9

Am besten stimmten demnach 1960 und 1961 überein, also gerade die beiden Jahre mit dem grössten Unterschied in der Lufttemperatur und der

Wärmeeinstrahlung (Abb 2 u. 5). Zu Beginn der Eiablage wiesen die Jahre 1959 und 1960 die grösste Ähnlichkeit in der Lufttemperatur auf. Wäre der Nestwechsel durch die am Nestplatz herrschende Lufttemperatur verursacht, wären auch 1960 zahlreiche Nestwechsel und dementsprechend eine gleiche Nestwahl wie 1959 zu erwarten gewesen.

Wie schon früher erwähnt, s. S. 29, werden bei der Wahl des Nestplatzes die von der Mittagssonne stark erwärmten Käfigteile gemieden. In Jahren mit ähnlicher Bewölkung wäre demnach eine Ähnlichkeit in der Nestwahl zu erwarten. Dabei zeigten die Jahre mit der grössten Ähnlichkeit der Nestplätze, 1960 und 1961, die grösste Abweichung in sowohl Bewölkung wie auch Anzahl der sonnigen Stunden (Tab. 8). Aus obigem ergibt sich, dass die Wahl des Nestplatzes weder von der Lufttemperatur noch von der Bewölkung abhängig sein kann. Anscheinend geschieht die Wahl hauptsächlich auf Grund der Temperatur in der Nesterde.

TABELLE 8. *Bewölkung und Zahl der Sonnenstunden in den Monaten Mai und Juni 1959—1961 (Helsinki, Ilmala).*

	Mai			Juni		
	Sonn.St.	Bewölk.	Norm.Bewölk.	Sonn.St.	Bewölk.	Norm.Bewölk.
1959	270	4.2	(4.5)	337	3.8	(4.6)
1960	318	3.9	•	306	4.8	•
1961	236	4.6	•	308	3.2	•

Bei den Versuchen wurden in den verschiedenen Jahren auch verschieden tiefe Nestmulden gegraben. Auch das Zudecken der Gelege war mit den Jahren unterschiedlich. Werden die Versuchsjahre mit Hinsicht auf die Nesttiefe und die Überdeckungsart miteinander verglichen, wobei als Indikator für die Nesterdetemperatur der Nestwechsel genommen wird, ergibt sich:

	Nestwechsel	Durchschn. Nesttiefe	Art der Bedeckung der Gelege.
1959	25 Mal in 22 Käfigen = 113 %	11.1 cm	Zuscharren
1960	—	7.9 •	Spärlich Stroh
1961	6 • • 24 • • 25 %	8.8	Stroh oder Zuscharr.

Daraus ergibt sich, dass in Jahren mit zahlreichen Nestwechseln gleichzeitig tiefere Nester gegraben und die Gelege stärker zugedeckt wurden. Die witterungsmässig am meisten abweichenden Jahre 1960 und 1961 hatten demnach anscheinend eine gleiche Entwicklung der Erdtemperatur, was wiederum in der grossen Ähnlichkeit der Nestplatzwahl zum Vorschein kommt, s. S. 56.

In warmen Gegenden mit hoher Erdtemperatur muss die Nesttiefe und die Isolierung der Gelege vermutlich grosse Bedeutung für die Schlüpfsergebnisse haben. In diesen Gegenden muss die Reaktion auf die warme Nesterde als ein Schutzmechanismus angesehen werden. Sollte jedoch eine übermässige Erwärmung der Gelege durch diese Handlungen nicht genügend verhütet werden, kann die Fortpflanzung immer noch durch Nestwechsel in günstigere Nesterdetemperatur ermöglicht werden.

Wie auf Seite 54 schon erwähnt, wird der Schutzmechanismus nicht von kühler Nesterde ausgelöst. In Gegenden mit kühler Erdtemperatur, wie z.B. in den nördlichen Teilen des Ausbreitungsgebietes, kann demnach auch das Ausbleiben der Reaktion verhängnisvoll werden. — So werden die Nester in mässig temperierter Erde nur seicht angelegt und sehr dürrtig zugedeckt. Bei plötzlichem hohem Anstieg der Lufttemperatur sind die schwach geschützten Gelege dann der Wärme ausgesetzt. So wird eine mehrstündige Temperatur von 25° C die Blastodermen in den Eiern abtöten müssen (HARRISON & KLEIN 1954). Aber auch bei kürzerer Erwärmung auf 38,5° C muss die Mortalität in den Blastodermen stark zunehmen (DEUCHAR 1952)<sup>1</sup>. Obgleich die plötzlich erhöhte Lufttemperatur für die Gelege bedrohlich ist, erwärmt sich die Nesterde so langsam, dass die Hennen bei ihren Nestbesuchen noch nicht mit dem Schutzmechanismus reagieren. So werden die Gelege sogar nach totalen Wärmeschäden weder stärker isoliert noch durch Nestwechsel verlassen, s. S. 57. Auch wird in solchen Jahren Aufgeben der Bebrütung ebensowenig wie in günstigen, mässig temperierten Jahren vorkommen, s. S. 36. Die Bebrütung ist ebenso intensiv wie in guten Jahren, und die Brüterinnen verlassen die Gelege erst, wenn die faulen Eier unter ihnen platzen. Ein typisches Beispiel für das Obenerwähnte war das wärmste Versuchsjahr 1960 (Abb. 2 u. 3). Mit den flachen, schwach isolierten Nestern und ohne jeglichen Nestwechsel wies gerade dieses Jahr das schlechteste Schlüpfergebnis auf:

	1959	1960	1961
Zahl der Eier	172	233	295
Zahl der Küken	114	91	219
Schlüpfprozent	66.3	39.1	74.2

Die Unzulänglichkeit des Schutzmechanismus in Gegenden mit kühler Nesterde wie auch in solchen mit für die Eier schädlich hoher Nesterdetemperatur ist anscheinend den Anforderungen des ursprünglichen Ausbreitungsgebietes zuzuschreiben.

<sup>1</sup> Fasaneneier, die vor der Bebrütung starken Temperaturschwankungen ausgesetzt waren, zeigten mit zunehmender Temperatur ein sinkendes Schlüpfprozent (YETTER 1950). In Dänemark nimmt nach Mitte Juni das Schlüpfprozent der Fasaneneier ab (PALUDAN & ULKJAER 1954.)



## Zusammenfassung

1. Bei den Versuchen konnte keine Beziehung zwischen der Lufttemperatur im April und dem Beginn der Eiablage beobachtet werden.

2. Die ersten Eiablagen trafen in jedem Jahre bei recht konstanter Mitteltemperatur ein (etwa  $6,5^{\circ}\text{C}$ ).

3. Verspätete Eiablagen konnten bei hoher Lufttemperatur, erst nach der Entwicklung der Bodenvegetation, beginnen.

4. Die Heckzeiten fielen in diejenige Hälfte des Monats Mai, welche ähnliche Wärme- und Wärmeeinstrahlungssummen aufwies. Anscheinend ist das Rebhuhn auf eine bestimmte Temperaturzone eingestellt.

5. Hohe Temperatur der Umgebung kann von der Bodenvegetation gedämpft werden. Demnach kann ein warmer Frühling mit gut entwickelter Bodenvegetation dem Vogel eine ähnliche Temperatur in der Umgebung bieten wie ein kühlerer Frühling mit verspäteter Bodenvegetation.

6. Bei extrem hoher Temperatur der Umgebung nimmt die Legeintensität und infolgedessen auch die Gelegegrösse ab.

7. Grob schematisiert kann die sukzessive Abnahme der Gelegegrösse mit abnehmender geographischer Breite als Folge der Einstellung auf bestimmte Temperaturzone gedacht werden.

8. Durch die Temperatur in der Nesterde kann ein Schutzmechanismus ausgelöst werden. Sodann werden in warmer Erde tiefere Nestmulden gegraben als in kühler. In warmer Nesterde werden die Gelege auch stärker zugedeckt. Bei Erhöhung der Nesterdetemperatur kann ein neues Nest in kühlerer Erde angelegt werden. Anscheinend ist der Schutzmechanismus geeignet, eine für die Eier schädliche Erwärmung zu verhindern. Demnach kommt bei kühler Nesterde dieser Mechanismus nicht zum Vorschein.

9. Da in Finnland mit hoher Erdtemperatur in der Regel nicht zu rechnen ist, kann der Schutzmechanismus nur geringe Bedeutung für die Schlüpfsergebnisse haben. Weit entscheidender wird sein Ausbleiben bei kühler Nesterde, in welchem Fall die Nestmulden nur flach sind und schwach zugedeckt werden. Plötzlicher Wetterumschlag mit hoher Lufttemperatur kann grosse Mortalität unter den Blastodermen hervorrufen.

10. Die Einwirkung der Temperatur auf die Heckzeit, die Gelegegrösse und das Schlüpfresultat spiegeln sich vermutlich sowohl in der Fluktuation wie auch im Halten des Ausbreitungsgebietes ab.

11. Zur Auslösung des Schutzmechanismus wird eine Thermorezeption vorausgesetzt. Als Sitz der Thermorezeptoren musste die Augengegend angenommen werden.

12. Bei ausbleibender Bebrütung des überwarmen Nestes wurden einige temperaturnausgleichende Handlungen beobachtet, die der »Brutpflege« der Megapodiiden ähnelten.

## Summary

The influence of temperature and other environmental conditions on the breeding of the Partridge (*Perdix perdix*) has been investigated. The birds were studied in outdoor cages (Fig. 1), where accurate temperature measurements were possible with the aid of thermistors located in various parts of the cage and in the ground.

1. A correlation has not been found between air temperature in April and the date when egg-laying started.

2. The first eggs were laid each year at a fairly constant daily mean temperature of about 6,5° C (Fig. 2).

3. At high air temperatures delayed laying was observed to start only after the development of the ground vegetation.

4. The breeding occurred during that half of May which showed similar temperature sums (Fig. 3) and similar thermal radiation sums (Fig. 5). The birds are apparently in this respect adjusted to a certain temperature interval.

5. A high temperature of the environment is frequently lowered by the ground vegetation (Fig. 4). Hence, a warm spring with well-developed ground vegetation can provide the same temperature conditions for the nest as a cooler spring with delayed ground vegetation.

6. The laying frequency decreases at unusually high environmental temperatures and the clutch size is also smaller because of its correlation with laying frequency (p. 19).

7. Generally speaking the gradual reduction of the clutch size with geographical latitude may be regarded as a consequence of the adjustment of the bird to a certain temperature interval that provides optimal conditions for breeding.

8. A protective mechanism may be released by a high temperature of the ground at the nesting site (Fig. 12). Thus deeper nesting holes are dug in warm than in cool soil. Further, the eggs are kept better covered when the soil is relatively warm. An additional increase of the soil temperature may often cause deserting of the nest and a change to a nesting site on cooler ground (Fig. 11).

Apparently, the function of the protective mechanism is to prevent a harmful temperature rise in the eggs. Consequently, this mechanism is not activated when the ground temperature is low.

9. As high soil temperatures do not usually occur in Finland, the protective mechanism is of small significance for the hatching result. Of far greater significance must be the absence of this protection when ground temperature is low. In that case the nesting holes are shallow and sparsely covered. An abrupt change in weather conditions with high air temperatures may cause a high rate of mortality among the blastoderms.

10. The effect of temperature on the time of breeding, the clutch size and the hatching result is probably reflected in the fluctuations of the population as well as in the general extent of the area of distribution.

11. The protective mechanism must be released by some thermoreceptive organ or structure. The eye region of the bird appears to show such thermosensitive properties.

12. In connection with cessation of incubation of overwarm nest, temperature-lowering behaviour was observed reminiscent of the »egg care» of the Megapodiidae (Fig. 13).

---

Es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Leiter der Physiologischen Abteilung des Zoologischen Instituts der Universität Helsinki, Herrn Prof. Dr. Paavo Suomalainen meinen aufrichtigen Dank für seine ermutigende Einstellung zu meiner Arbeit, sowie auch für die mir zur Verfügung gestellte Fernmessapparatur auszusprechen.

Ferner danke ich noch besonders dem Leiter der Morphologisch-Ekologischen Abteilung, Herrn Prof. Dr. Ernst Palmén für die von mir benötigten Geräte.

Die mathematische Bearbeitung meines Materials wurde von Herrn Dozent Dr. Björn Kurtén ausgeführt, wofür ich ausserordentlich dankbar bin.

## Literatur

- ASHBY, E. (1929). Notes on the unique methods of nidification of the Australian Mallee-Fowl (*Leipoa ocellata*) with original data supplied by Bruce W. Leake. *Auk* 1929: 294—305.
- BAKER, I. & BAKER, J. R. (1932). The breeding season of the blackbird. *Proc. Zool. Soc. London* 1932: 661—667.
- BAKER, J. R. (1938). The evolution of breeding seasons. »*Evolution*». (G.R. de Beer ed.) 161—177.
- BALDWIN, S. P. & KENDEIGH, S. C. (1932). *Physiology of the Temperature of Birds*. Cleveland 1932.—196.
- BENNION, N. L. & WARREN, D. C. (1933). (nach. Romanoff, A. L. & Romanoff, A. J., 1949., »*The Avian Egg*». New York.
- BERGMAN, G. (1952). Revier und Verhalten eines ungepaarten Bergfinkmännchens (*Fringilla montifringilla* L.). *Orn. Fenn.* 29: 105—107.
- BLANK, T. H. & ASH, J. S. (1960). Some Aspects of Clutch Size in the Partridge (*Perdix perdix*.) XII Int. Orn. Congr. Helsinki 1960: 118—126.
- DEUCHAR, E. M. (1952). The effect of a high temperature shock on early morphogenesis in the chick embryo. *J. Anat.* 86: 443—458.
- DURANGO, S. (1947). Till kännedom om hämplingens, *Carduelis c. cannabina* (L.), förekomst under de senaste decennierna. *Svensk faun. Revy* 4: 1—124.
- FLEAY, D. H. (1937). Nesting habits of the brush turkey. — *Emu* 36: 153—163.
- FRITH, H. J. (1956). Temperature regulation in the nesting mounds of the Mallee-Fowl, *Leipoa ocellata* Gould. *C.S.I.R.O. Wildl. Res.* Vol 1, 2: 79—95.
- (1957). Experiments on the control of temperature in the mound of the Mallee-Fowl, *Leipoa ocellata* Gould (Megapodiidae). — *C.S.I.R.O. Wildl. Res.* Vol. 2, 2: 101—110.
- FUNK, E. M., & BRIELLIER, M. (1944). The minimum temperature for embryonic development in the domestic fowl (*Gallus domesticus*) *Poultry Sci.* 23: 538—540.
- V. HAARTMAN, L. (1956a). Der Einfluss der Temperatur auf den Bruthrhythmus experimentell nachgewiesen. *Orn. Fenn.* 33: 100—107.
- (1956b). The phenological research work organized by the Societas Scientiarum Fennica. A discussion of methods and aims. *Soc. Sci. Fenn., Årsbok XXXIII B*: 3, 1—23.
- (1962). Fåglarnas häckningstider i statistisk belysning. *Zoologisk Revy Årgång* 24, 1: 5—16.
- HARRISON, J. R., & KLEIN, I. (1954). Effect of lowered incubation temperature on the growth and differentiation of the chick embryo. — *Biol. Bull.* 106: 48—59.
- HARTERT, E. (1921—22). *Die Vögel der paläarktischen Fauna III*: 1765—2328. Berlin.
- HORVÁTH, O. (1964). Seasonal Differences in Rufous Hummingbird Nest Height and their Relation to Nest Climate. *Ecology* Vol. 45: 2 1964 235—241.
- KALELA, O. (1946). Zur Charakteristik der neuzeitlichen Veränderungen in der Vogelfauna Mittel- und Nordeuropas. *Orn. Fenn.* 23: 77—98.
- (1949). Changes in geographic ranges in the avifauna of Northern and Central Europe in relation to recent changes in climate. — *Bird Banding* 20: 77—103.
- (1952). Changes in the geographic distribution of Finnish birds and mammals in relation to recent changes in climate. — *Fennia* 75: 38—51.
- (1955). Die neuzeitliche Ausbreitung des Kiebitzes, *Vanellus vanellus* (L.), in Finnland. *Ann. Zool. Soc. »Vanamo»* Tom 16, 11: —78.

- KEAST, A. (1960). Bird adaptations to Aridity on the Australian Continent. XII Intr. Orn. Congr. Helsinki 1960: 373—375.
- KENDEIGH, S. C. (1941). Length of day and energy requirements for gonad development and egg-laying in birds. *Ecology* 22: 237—248.
- KITCHELL, R. L., STRÖM, L., & ZOTTERMAN, Y. (1959). Electrophysiological Studies of Thermal and Taste Reception in Chickens and Pigeons. — *Acta physiol. scand.* 1959, 46: 133—151.
- KLUIJVER, H. N. (1951). The population ecology of Great Tit, *Parus m. major* L. — *Ardea* 39: 1—135.
- KRÜGER, P. (1961). Lämpötilan vaikutuksesta pesäpaikan valintaan ja pesimistulokseen eteläsuomalaisella peltopyyllä suoritettujen tarhakokeiden valossa. *Suom. Riista* 14: 112—120.
- LACK, D. (1950). The breeding seasons of european birds. *Ibis* 92: 288—316.
- MARSCHALL, A. J. (1949). Weather factors and spermatogenesis in birds. *Proc. Zool. Soc. London.* A 119: 711—716.
- (1951) Food availability as a timing factor in the sexual cycle of birds. — *Emu* 50: 267—282.
- (1955). Reproduction in birds: The male. *Mem. Soc. Endocrinol.* 4: 75—89.
- (1961). *Biology and Comparative Physiology of Birds. Vol. II* New York & London. — 468.
- & DISNEY, H. J. (1957). Experimental induction of the breeding season in a xerophilus bird (*Quelea quelea* Linnaeus). — *Nature* 177: 143—144.
- MAYR, E. (1930). Beobachtungen über die Brutbiologie der Grossfusshühner von Neuguinea (*Megapodius*, *Talegallus* und *Aepyodius*). — *Orn. Monatsb.* 38: 101—106.
- MERIKALLIO, E. (1931). Kanaintujemme munamäärät. — *Orn. Fenn.* 8: 1—10.
- (1951). Der Einfluss der letzten Wärmeperiode (1930—1949) auf die Vogelfauna Nordfinlands. *Proc. Xth Int. Orn. Congr.* 484—493. Uppsala.
- Meteorologiska Centralanstalten. Månadsöversikt av väderleken i Finland. 1958—1962.
- MEYER, O. (1930). Über die Dauer der Embryonalentwicklung von *Megapodius eremita*. — *Orn. Monatsb.* 38:6—7.
- MOREAU, R. E. (1931). Equatorial reflections on periodism in birds. *Ibis* (13) 1: 553—570.
- (1936). Breeding seasons of birds in East African evergreen forest. — *Proc. Zool. Soc. London* 1936: 631—653.
- (1950). The breeding seasons of African birds. 1 Land Bird. *Ibis* 92: 223—267.
- (1951). The British status of the Quail and some problems of its biology. — *Br. Birds* 44: 257—276.
- NIETHAMMER, G. (1942). *Handbuch der deutschen Vogelkunde.* Leipzig. —568.
- (1963). Die Einbürgerung von Säugetieren und Vögeln in Europa. Hamburg & Berlin. —319.
- OTTERLIND, G. (1954). Flyttning och utbredning. Ett bidrag till kännedom om den skandinaviska fågelfaunans utbredningsdynamik. — *Vår fågelvärld* 13: 1—31, 83—113, 147—167 & 245—261.
- PALUDAN, K. (1951). Agerhønsens ynglesæson 1953. — *Danske Vildtundersøgelser* 1954, 3: 3—19.
- & ULFKJAER, K. (1954). Nogle retningslinier for fasanopdraet. *Danske Vildtundersøgelser* 1954, 2: 1—32.
- PEIPONEN, V. (1957). Wechselt der Birkenzeisig, *Carduelis flammea* (L.), sein Brutgebiet während des Sommers? *Orn. Fenn.* 2: 41—64.
- PESTELLINI, G. (1941). (nach Murray et al «Advances in Comparative Physiology and Biochemistry». Vol. 1. New York & London. 1962.
- PETINGILL, O. S. (1960). Birds of the Falkland Islands. XII Int. Orn. Congr. Helsinki 1960: —613.
- PFFENINGSTORFF, F. (1925). *Das Grossgeflügel. Vol. II.* Berlin. —624.
- ROMANOFF, A. L. (1943). (nach Romanoff, A. L., & Romanoff A. J., 1949. «The Avian Egg») pp. 383—384.
- ROMANOFF, A. L., & ROMANOFF, A. J. (1949). «The Avian Egg». New York. — 918.
- ROWAN, W. (1918). Power control over deposition of eggs. *Brit. Birds* 12: 42—43.
- (1927). Migration and reproductive rhytm in Birds. *Nature* 119: 351—352.
- (1938). Light and seasonal reproduction in Animals. *Biol. Revs.* 13:374—402.
- SERVenty, L., & MARSHALL, A. J. (1957) Breeding periodicity in Western-Australian Birds. — *Emu* 57: 99—126.



86. Björn Kurtén: The type collection of *Ictitherium robustum* (Cervais, ex Nordmann) and the radiation of the *Ictitheres*. 26 pp. (1954).
87. Alex. Luther: Die Dalyelliiden (*Turbellaria Neorhabdocoela*). Eine Monographie. XI+337 S. (1955).
88. Tor G. Karling: Studien über Kalyptorhynchien (*Turbellaria*). V. Der Verwandtschaftskreis von *Gyratrix Ehrenberg*. 39 S. (1955).
89. T. H. Järvi: Über eingeführte Maränenbestände in einigen Kleingewässern der Gegend von Rovaniemi in Nord-Finnland. 74 S. (1955).
90. Björn Kurtén: Sex dimorphism and size trends in the Cave Bear, *Ursus spelaeus* Rosenmüller and Heinroth. 48 pp. (1955).
91. Bo-Jungar Wikgren: Studies on Finnish larval flukes with a list of known Finnish adult flukes (*Trematoda: Malacocotylea*). 106 pp. (1956).
92. Aili Selinheimo: Histology of five *Cercariae* (*Trematoda: Malacocotylea*) Rewritten and edited by Bo-Jungar Wikgren. 29 pp. (1956).
93. Bo-Jungar Wikgren and Eero Muroma: Studies on the genus *Diphyllbothrium*. A revision of the Finnish finds of *Diphyllbothrid* *Plerocercoids*. 22 pp. (1956).
94. T. H. Järvi: Über die Lachserträge im Oulujoki in den Jahren 1870—1948. Eine biologisch-statistische Untersuchung. 40 S. (1958).
95. Björn Kurtén: Life and death of the Pleistocene Cave Bear. 59 pp. (1958).
96. Håkan Lindberg: Hemiptera Heteroptera from Newfoundland, collected by the Swedish-Finnish Expedition of 1949 and 1951. 25 pp. (1958).
97. Walter Hackman: On the genus *Scaptomyza* Hardy (*Dipt.*, *Drosophilidae*). With descriptions of new species from various parts of the world. 73 pp. (1959).
98. T. H. Järvi: Über die Lachserträge im Oulujoki in den Jahren 1870—1948. Zweiter Abschnitt: Die hydrographischen und meteorologischen Faktoren. 31 S. (1959).
99. Johan Reuter: Einige faunistische und ökologische Beobachtungen über Felsentümpel-Ziliaten. 42 S. (1961).
100. Maria Reuter: Untersuchungen über Rassenbildung bei *Gyratrix hermaphroditus* (*Turbellaria Neorhabdocoela*). 32 S. (1961).
101. Maria Reuter: Index Generalis *Seriei Acta Zoologica Fennica* 51—100 (1948—1961). 63 S. (1964).
102. Walter Hackman: Studies on the dipterous fauna in burrows of voles (*Microtus*, *Clethrionomys*) in Finland. 64 pp. (1963).
103. A. M. J. Evers: Über die Entstehung der Excitatoren und deren Bedeutung für die Evolution der *Malachiidae* (Col.). 24 S. (1963).
104. Johan Reuter: The internal concentration in some hypotrichous Ciliates and its dependence on the external concentration 94 pp. (1963).
105. Göran Bergman and Kai Otto Donner: An analysis of the spring migration of the Common Scoter and the Long-tailed Duck in southern Finland. 59 pp. (1964).
106. Henrik Österholm: The significance of distance receptors in the feeding behaviour of the Fox, *Vulpes vulpes* L. 31 pp. (1964).
107. Björn Kurtén: The Carnivora of the Palestine caves. 74 pp. (1965).
108. Björn Kurtén: The evolution of the Polar Bear, *Ursus maritimus* Phipps. 30 pp. (1964).
109. Frank S. Tompa: Factors determining the numbers of song sparrows, *Melospiza melodia* (Wilson), on Mandarte Island, B. C., Canada. 73 pp. (1964).
110. Pontus Palmgren: Die Spinnenfauna der Gegend von Kilpisjärvi in Lappland. 70 S. (1965).
111. Björn Kurtén: On the evolution of the European Wild Cat, *Felis silvestris* schreber. 29 pp. (1965).
112. Paul Krüger: Über die Einwirkung der Temperatur auf das Brutgeschäft und das Eierlegen des Rebhuhnes (*Perdix perdix* L.) 64. S. (1965).

*Exchange — Austausch — Échange*  
SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA  
Snellmaninkatu 9—11 — Snellmansgatan 9—11  
Helsinki — Helsingfors

*For sale — Verkauf — En vent*  
Akateeminen Kirjakauppa — Akademiska Bokhandeln  
Helsinki — Helsingfors







BI

HY LUONNONTIETEIDEN KIRJASTO



104 007 6438